

# Neuronale Korrelate zerebral bedingter visueller Wahrnehmungsstörungen

Maren Praß

Dissertation



Universität Bremen



# **Neuronale Korrelate zerebral bedingter visueller Wahrnehmungsstörungen**

---

**DISSERTATION**

Maren Praß

Zur Erlangung des akademischen Grades

Doctor rerum naturalium (Dr. rer. nat.)



Vorgelegt dem  
Fachbereich 2 (Biologie/Chemie)  
der Universität Bremen  
Bremen, 2013





Erstgutachter: Prof. Dr. Manfred W Fahle

Zweitgutachter: Prof. Dr. Dr. Manfred Herrmann



---

## Liste der Publikationen

Die der kumulativen Dissertation zugrunde liegenden Arbeiten sind mit einem Symbol (\*) gekennzeichnet.

### Veröffentlichungen in referierten Zeitschriften

(\*) **Praß M**, Grimsen C, Fahle M, (submitted to Journal of Cognitive Neuroscience) Functional modulation of contralateral bias in early and object-selective areas after stroke of the occipital ventral cortices.

(\*) **Praß M**, Grimsen C, König M, Fahle M, (2013) Ultra Rapid Object Categorization: Effects of Level, Animacy and Context. PLoS ONE 8(6): e68051.

Kraft A, Grimsen C, Kehrner S, Spang K, Bahnemann M, **Prass M**, Irlbacher K, Köhnlein M, Lipfert A, Brunner F, Kastrup A, Fahle M and Brandt SA (2012) Neurological and neuropsychological characteristics of occipital, occipito-temporal and occipito-parietal infarction. Cortex:  
<http://dx.doi.org/10.1016/j.cortex.2012.10.004>

### Veröffentlichte Abstracts

**Prass M**, Grimsen C, Brunner, Kastrup A, Fahle M (2012) Functional modulation of object selective areas in stroke patients with ventral cortical lesions. *Perception* 41 ECVF Abstract Supplement, page 36.

**Prass M**, Grimsen C, Brunner F, Kastrup A, Fahle M (2011) Impaired object recognition after occipito-temporal lesions—an fMRI study. *Perception* 40 ECVF Abstract Supplement, page 164.

Grimsen C, **Prass M**, Brunner F, Kehrner S, Kraft A, Brandt S A, Fahle M (2011) Effects of unilateral brain damage on visual detection and discrimination: Evidence from perceptual thresholds for luminance contrast, texture, motion and colour. *Perception* 40 ECVF Abstract Supplement, page 43.

**Prass M**, Grimsen C, Kraft A, Kastrup A, Fahle M (2010) Neural correlates of impaired object recognition after stroke. *Perception* 39 ECVP Abstract Supplement, page 20.

Grimsen C, Käthner I, **Prass M**, Brunner F, Brandt S A, Fahle M (2010) Behavioural correlates of impaired object recognition after stroke. *Perception* 39 ECVP Abstract Supplement, page 58.

### **Poster**

**Prass M**, Grimsen C, Fahle M (2013) Neural changes in early visual cortex after unilateral occipito-temporal stroke and object-recognition deficits. 36<sup>th</sup> ECVP, Bremen (Germany)

Grimsen C, **Prass M**, Brunner F, Kehrner S, Kraft A, Brandt S A, Fahle M (2013) Specific vs. unspecific long-term deficits of intermediate visual perception after stroke. 36<sup>th</sup> ECVP, Bremen (Germany)

Grimsen C, Kraft A, **Prass M**, Bahnemann M, Brunner F, Kastrup A, Brandt S, Fahle M (2012) Neurological and neuropsychological characteristics of occipital stroke. 35<sup>th</sup> ECVP, Alghero (Italy).

**Prass M**, Grimsen C, Brunner F, Kastrup A, Fahle M (2011) Impaired object recognition after occipito-temporal lesions - an fMRI study. 34<sup>th</sup> ECVP, Toulouse (France).

Grimsen C, **Prass M**, Brunner F, Kehrner S, Kraft A, Brandt S A, Fahle M (2011) Effects of unilateral brain damage on visual detection and discrimination: Evidence from perceptual thresholds for luminance contrast, texture, motion and colour. 34<sup>th</sup> ECVP, Toulouse (France).

**Prass M**, Grimsen C, Kraft A, Kastrup A, Fahle M (2010) Neural correlates of impaired object recognition after stroke. 33<sup>th</sup> ECVP, Lausanne (Switzerland).

---

Grimsen C, Käthner I, **Prass M**, Brunner F, Brandt S A, Fahle M (2010) Behavioural correlates of impaired object recognition after stroke. 33th ECVP, Lausanne (Switzerland).

**Prass M**, Grimsen C, Kraft A, Kastrup A, Fahle M (2010) Neural correlates of impaired object recognition after stroke. Leuven Neuropsychology Workshop, Leuven (Belgium).

**Prass M**, Grimsen C, Fahle M (2009) fMRI in patients with ventral occipital lesions-planning and experimental approach. Summer School: Two Eyes – Two Ears – One System? Bad Bederkesa (Germany).

### **Vorträge**

**Prass M**, Grimsen C, Brunner, Kastrup A, Fahle M (2012) Functional modulation of object selective areas in stroke patients with ventral cortical lesions. 35<sup>th</sup> ECVP, Alghero (Italy).

**Prass M**, Grimsen C, Fahle M (2012) Functional modulation of early visual areas in stroke patients with ventral cortical lesions. Seminar on Norderney Island (Germany).

**Prass M**, Grimsen C, Fahle M (2011) Neural correlates of object categorization in healthy participants and stroke patients. Seminar on Langeoog Island (Germany).

**Prass M**, Grimsen C, Fahle M (2010) Effects of occipito-temporal brain lesions on object categorization in humans: a functional MRI study. Seminar on Langeoog Island (Germany).





---

## Inhaltsverzeichnis

<b>Abkürzungsverzeichnis</b>	<b>IX</b>
<b>Physikalische Einheiten</b>	<b>IX</b>
<b>Theoretischer Überblick</b>	<b>1</b>
<b>1. Einleitende Worte zur Objektkategorisierung</b>	<b>2</b>
<b>2. Visuelle Informationsverarbeitung</b>	<b>2</b>
2.1    Rezeptive Felder	5
2.2    Magno- und parvozellulärer Verarbeitungspfad	6
2.3    Frühe visuelle Verarbeitung	8
2.4    Extrastriärer Kortex	11
2.5    Höhere visuelle Verarbeitung	12
2.6    Positionsinvarianz und kontralateraler Bias	13
2.7    Bottom-up und top-down	14
<b>3. Objektkategorisierung</b>	<b>14</b>
3.1    Perzeptuelle Verarbeitungsstufe der Objektkategorisierung	15
3.2    Top-down Modulation der Objektkategorisierung	16
3.2.1    Ebenen der Abstraktion eines Objektes	16
3.2.2    Belebte versus unbelebte Objektkategorien	18
3.2.3    Kontexteffekte	18
<b>4. Störungen des visuellen Systems</b>	<b>19</b>
4.1    Zerebral bedingte visuelle Störungen	20
4.1.1    Hemianopsie	21
4.1.2    Visuelle Agnosien	22
4.2    Ischämischer Infarkt	23
4.3    Reorganisationsprozesse nach einem Schlaganfall	24
<b>5. Methoden</b>	<b>25</b>
5.1    Psychophysik	25
5.1.1    Ultraschnelle Objekterkennung	25

---

5.2	Magnetresonanztomografie	27
5.2.1	Physikalische Grundlagen der Magnetresonanztomografie	27
5.2.2	Schichten, Voxel, Volumen	29
5.3	Funktionelle Magnetresonanztomografie	30
5.3.1	Kartierung visueller Areale	33
5.3.2	Abgrenzung der visuellen Areale	34
5.4	fMRT bei Patienten	39
<b>6.</b>	<b>Zusammenfassung und Fazit</b>	<b>41</b>
6.1	Zusammenfassung der Studien	41
6.2	Fazit	44
<b>Manuskripte</b>		<b>47</b>
<b>7.</b>	<b>Functional modulation of contralateral bias in early and object-selective areas after stroke of the occipital ventral cortices</b>	<b>48</b>
	Abstract	48
7.1	Introduction	49
7.2	Methods	52
7.2.1	Subjects	52
7.2.2	Stimuli	55
7.2.3	Scanning	56
7.2.4	Analysis of Behavioral Data	58
7.2.5	Analysis of Imaging Data	58
7.2.6	Lesion Mapping	61
7.3	Results	62
7.3.1	Behavioral results	62
7.3.2	Imaging results	63
7.4	Discussion	70
<b>8.</b>	<b>Ultra Rapid Object Categorization: Effects of Level, Animacy and Context</b>	<b>76</b>
	Abstract	76
8.1	Introduction	77

8.1.1	Levels of Abstraction	78
8.1.2	Animate vs. inanimate categories	79
8.1.3	Background	80
8.2	Material and Methods	82
8.2.1	Ethics Statement	82
8.2.2	Participants	82
8.2.3	Experimental design and Procedure	82
8.2.4	Stimuli and apparatus	83
8.2.5	Analysis	84
8.3	Results	85
8.3.1	Main effects of top-down manipulations.	86
8.3.2	Interaction of level and animacy.	88
8.3.3	Interaction of level and background.	90
8.3.4	Interaction of animacy and background.	91
8.4	Discussion	92
8.4.1	Levels of categorization.	92
8.4.2	Animacy in object recognition.	93
8.4.3	Background of Objects.	97
8.4.4	Caveats	100
8.5	Conclusion	102

## **Ausblick** **105**

### **9. Neuronale Korrelate ultraschneller Objekterkennung bei gesunden**

	<b>Probanden</b>	<b>106</b>
9.1	Theoretischer Hintergrund	107
9.1.1	Ebene	107
9.1.2	Kontext	109
9.1.3	Belebtheit	111
9.2	Methoden	112
9.2.1	Probanden	112
9.2.2	Mapping	112
9.2.3	Ablauf des Experimentes	112

## VIII

---

9.2.4	Stimuli	114
9.2.5	Analyse	116
<b>Literaturverzeichnis</b>		<b>119</b>
<b>Anhang</b>		<b>137</b>
Danksagung		138
Eigenständigkeitserklärung		140



---

## Abkürzungsverzeichnis

2AFC	engl. Two-alternative forced choice
ALM	Allgemeines lineares Modell
BOLD	engl. Blood-oxygen level dependent
d	Dorsal
FFA	engl. Fusiform face area
FID	engl. Free induction decay
fMRT	Funktionelle Magnetresonanztomografie
HRF	engl. Hemodynamic response function
IT	Inferior temporaler Kortex
LGN	engl. Lateral Geniculate Nucleus
LOC	engl. Lateral occipital complex
M	Magnozellulär
MCA	engl. Middle cerebral artery
MT	Mittleres Temporales Areal
P	Parvozellulär
PCA	engl. Posterior cerebral artery
PPA	engl. Parahippocampal place area
ROI	engl. Region of interest
RT	engl. Reaction times
TE	Time to Echo
TR	Time to Repetition
v	Ventral
V1	Primärer visueller Kortex (nachfolgende Areale aufwärts nummeriert)
VP	engl. Ventral posterior area

## Physikalische Einheiten

° = arcdeg	Bogengrad / Sehwinkelgrad
Hz	Hertz (Schwingungen pro Sekunde)







---

# Theoretischer Überblick

*"The brain is a world consisting of a number  
of unexplored continents and great stretches of  
unknown territory."*

Santiago Ramón y Cajal



## **1. Einleitende Worte zur Objektkategorisierung**

Normalerweise erscheint es uns als sehr einfach, Objekte in natürlichen Szenen zu erkennen oder voneinander zu unterscheiden. Auf neuronaler Ebene sind diese Prozesse jedoch hochkomplex und können bei Schädigung entsprechender Hirnregionen zu Defiziten der Objekterkennung führen. Auch nach jahrelanger intensiver Forschung des gesunden und erkrankten visuellen Systems sind die genauen Prinzipien der Objektverarbeitung ungeklärt. In der vorliegenden Arbeit soll es um 1) die gestörte Objektkategorisierung nach einer Hirnschädigung durch einen Schlaganfall und 2) die Schnittstelle der perzeptuellen Wahrnehmung und den Einfluss von sogenannten höheren Verarbeitungsmechanismen auf die Objektwahrnehmung bei Gesunden gehen. Bevor der experimentelle Teil der Arbeit folgt, werden die einzelnen Stufen der visuellen Verarbeitung und Objekterkennung genauer erläutert, sowie verschiedene Sehstörungen als Folge eines Schlaganfalls beschrieben.

## **2. Visuelle Informationsverarbeitung**

Die primäre visuelle Wahrnehmung geschieht in zumindest zwei Stufen. Das Licht wird vom Auge aufgenommen und auf die Netzhaut (Retina) auf der Rückseite des Augapfels projiziert. Hier wird das Licht in ein elektrisches Signal umgewandelt und über den Sehnerv und die Sehstrahlung in die Verarbeitungszentren des Gehirns weitergeleitet (Abbildung 2-1).

Das für das menschliche Auge sichtbare Licht umfasst ein Wellenlängenspektrum zwischen 380 nm und 780 nm und löst über ein photoaktives Pigment in den retinalen Photorezeptoren eine Veränderung des Membranpotentials aus. Die Retina besteht aus zwei Arten von Photorezeptoren, den Stäbchen und den Zapfen. Diese sind unterschiedlich sensitiv für bestimmte Wellenlängen innerhalb des sichtbaren Spektrums (Bowmaker & Dartnall, 1980). Die Stäbchen sind sehr lichtsensitiv und für das Dämmerungssehen zuständig. Die Zapfen besitzen eine geringere Empfindlichkeit für Licht und sind primär für das Tagessehen verantwortlich. Sie

sind vor allem in der Fovea konzentriert und ermöglichen eine hohe Sehschärfe und das Farbsehen. Es werden drei Zapfen-Typen unterschieden. Die „Blau“-Zapfen reagieren am stärksten auf kurzwelliges (blaues) Licht, die „Grün“-Zapfen auf mittelwelliges und die „Rot“-Zapfen auf langwelliges Licht. Durch diese unterschiedliche Empfindlichkeit auf die verschiedenen Wellenlängen und die Interaktion zwischen den Farbkanälen wird das Farbsehen ermöglicht.

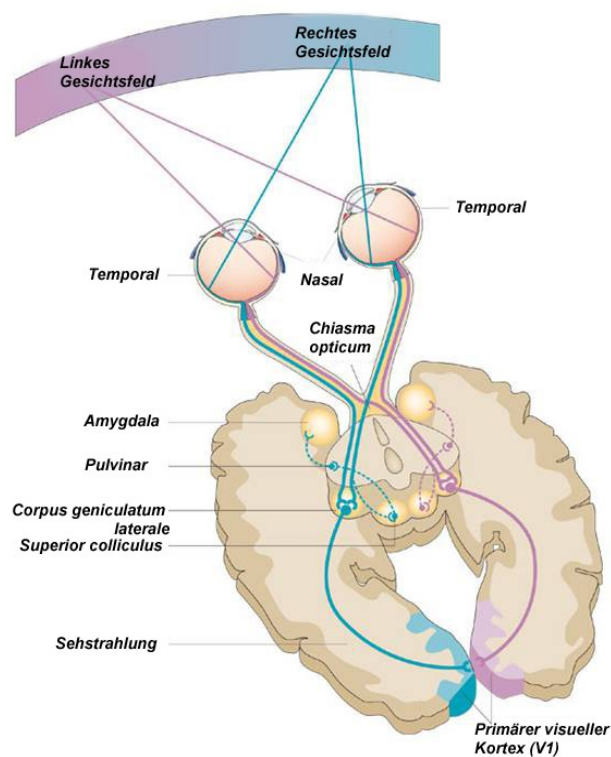


Abbildung 2-1. Der primäre Verarbeitungspfad des visuellen Systems (de Hannula, Simons, & Cohen, 2005).

Das veränderte Membranpotential der Photorezeptoren wird über sogenannte Interneurone, die aus horizontal, bipolar und amakrinen Zellen bestehen, analog an die Ganglienzellen weitergeleitet. Eine Ausnahme bilden einige Typen von amakrinen Zellen, die das Signal über Aktionspotentiale weiterleiten. Auch die Ganglienzellen geben das Signal in Form von Aktionspotentialen weiter. Die Axone

der Ganglienzellen treten über die sogenannte Papille (blinder Fleck) aus dem Augapfel aus und bilden den Sehnerv, der aus ca. 1 Million Nervenfasern besteht. Dieser kreuzt sich partiell am Boden des Zwischenhirns im sogenannten Chiasma opticum (Sehnervenkreuzung) und die nasalen 50 Prozent ziehen auf die kontralaterale Seite des Gehirns. Die temporalen Fasern kreuzen nicht und bleiben ipsilateral. Dies hat zur Folge, dass die visuelle Information, die sich im linken Gesichtsfeld befindet, in der rechten Gehirnhälfte (Hemisphäre) verarbeitet wird und umgekehrt (homonyme Repräsentation, Abbildung 2-1). Nun werden beidseitig die Fasern des Sehnervs zum seitlichen Kniehöcker (engl. Lateral geniculate nucleus, LGN) projiziert, der einen Teil des Thalamus bildet. Die Anordnung der Fasern im LGN ist streng retinotop, d.h. benachbarte Bereiche im LGN liegen auch in der Retina nebeneinander. Nachdem die visuellen Signale über die Retina zum LGN geleitet wurden, werden sie von dort über die Sehstrahlung (Radiatio optica) zum primären visuellen Kortex (V1, striärer Kortex) weitergeleitet. Auch in V1 wird die Retinotopie aufrechterhalten, wodurch die von der Retina kommende visuelle Information bildgetreu abgebildet wird. Anatomisch gesehen liegt V1 in der Fissura calcarina im Okzipitalappen des Gehirns. Ein kleiner Teil der Fasern des Sehnervs werden nicht über das LGN verschaltet, sondern ziehen zu anderen Zentren des Gehirns. Etwa 10% projizieren in das Mittelhirn zum Colliculus superior, ein Bereich, der an der Ausführung von Augenbewegungen beteiligt ist. Einige wenige Fasern laufen außerdem zum Hypothalamus und zum Prätectum. Hirnregionen, die nicht dem Kortex (Großhirnrinde) zugeordnet sind, werden als subkortikal bezeichnet und liegen hierarchisch „unter“ der kortikalen Verarbeitung. Ein Großteil der visuellen Information wird zunächst auf subkortikaler Ebene, d.h. im Thalamus, verarbeitet, bevor die kortikale Verarbeitung beginnt.

Auf kortikaler Ebene setzt sich die Verarbeitung der visuellen Information in zwei getrennten, aber miteinander interagierenden Verarbeitungspfaden fort: der dorsale Pfad verbindet die frühen visuellen Areale mit parietalen Kortexbereichen, verarbeitet die Lokalisation von Objekten und dient der visuellen Handlungsplanung (auch „wo“-Pfad genannt). Der ventrale Pfad verbindet okzipito-temporale

Hirnbereiche und verarbeitet die Erkennung von Objekten (auch „was“-Pfad genannt) (Abbildung 2-2). Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich primär mit dem ventralen, objektverarbeitenden Pfad. Patientenstudien haben gezeigt, dass nach Schädigung okzipito-temporaler Kortextbereiche Störungen der visuellen Objekterkennung (visuelle Objektagnosie) auftreten können (Goodale & Milner, 1992; Karnath, Rüter, Mandler, & Himmelbach, 2009). Dieses klinische Krankheitsbild dient als Grundlage der Untersuchungen dieser Arbeit. Zunächst werden einige generelle Verarbeitungsprinzipien des visuellen Systems erläutert, bevor auf die visuellen Störungen nach Infarkten im ventralen Kortex eingegangen wird.

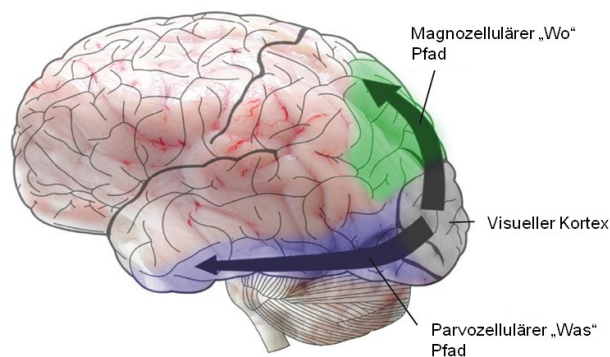


Abbildung 2-2. Dorsaler („Wo“) und ventraler („Was“) Pfad des visuellen Systems (ScienceWise, 2009).

## 2.1 Rezeptive Felder

Die Ganglienzellen spielen eine wichtige Rolle bei der Modifikation des Lichtsignals. Jede Ganglienzelle erhält über die Interneurone Signale von mehreren benachbarten Photorezeptoren. Dadurch erfolgt eine Zuordnung von vielen Photorezeptoren, die auf eine Ganglienzelle, im sogenannten rezeptive Feld, konvergieren (Hubel & Wiesel, 1962). Rezeptive Felder beschreiben also Orte auf der Retina, die jeweils von einer Ganglienzelle repräsentiert werden und eine genaue räumliche und zeitliche Abbildung des Signals ermöglichen. Die meisten rezeptiven Felder der Ganglienzellen lassen sich in ein Zentrum (engl. center) mit einem

peripheren Anteil (engl. surround) untergliedern und reagieren am stärksten auf kreisförmige Lichtreizung. Es gibt zwei Arten von rezeptiven Feldern, die sich in der Art der Lichtreaktion von Center und Surround unterscheiden. Die on-center Ganglienzellen werden angeregt, wenn das Zentrum des rezeptiven Feldes mit einem Lichtreiz stimuliert wird und werden bei Reizung der Peripherie inhibiert. Die off-center Ganglienzellen werden durch Lichtreizung im Zentrum inhibiert und feuern, wenn dieser Reiz abgeschaltet wird (=off). Bei der Stimulation der Peripherie erfolgt eine Anregung der Zelle. Die center-surround Organisation und die Unterteilung in on- und off-center Ganglienzellen ermöglichen eine optimale Reaktion auf Lichtkontraste und Veränderungen der Beleuchtung. Die visuelle Außenwelt offeriert durch die unterschiedliche Lichtabsorption der Objekte zahlreiche Kontraste, deren Information auf retinaler Ebene aufgeschlüsselt wird.

Rezeptive Felder geben also die räumliche Auflösung des visuellen Signals wieder. In den höheren Verarbeitungsstufen vergrößern sich Rezeptiven Felder (LGN → V1 → extrastriärer Kortex). Außerdem variiert die Größe der rezeptiven Felder je nach Ort auf der Retina. In der Fovea sind sie am kleinsten und mit steigender Exzentrizität immer größer, was die schlechte visuelle Auflösung in der Peripherie erklärt (Freeman & Simoncelli, 2011).

## **2.2 Magno- und parvozellulärer Verarbeitungspfad**

Um andere Modalitäten des Sehens, wie Form, Bewegung oder Farbe, zu verarbeiten, werden weiterhin drei Haupttypen retinaler Ganglienzellen unterschieden (Livingstone & Hubel, 1987; Merigan & Maunsell, 1993; Watanabe & Rodieck, 1989). Sie besitzen jeweils eine gleiche Anzahl von on- und off-center-Zellen (Lee, 1996) und werden drei Verarbeitungspfaden zugeordnet, die sich im LGN fortsetzen. Die Parasol-Ganglienzellen besitzen relativ große rezeptive Felder und reagieren auf Hell/Dunkel-Unterschiede und die schnelle Veränderung von Helligkeiten. Sie sind somit für die grobe Objekt- und Bewegungserkennung zuständig. Im LGN werden sie in den magnozellulären Schichten verschaltet und gehören somit zum magnozellulären (M) Verarbeitungspfad (Shapley & Perry,



1986). Der M- Pfad bildet später im Kortex den dorsalen Pfad. Die zweite Klasse von Ganglienzellen sind die Midget-Zellen. Diese sind zahlreicher, haben kleinere Zellkörper und besitzen kleinere rezeptive Felder. Sie dienen der detaillierten Form- und Texturerkennung, sowie der Farberkennung und werden im LGN in den parvozellulären Schichten verschaltet (parvozellulärer (P) Verarbeitungspfad), welche hauptsächlich den ventralen Pfad innervieren (Shapley & Perry, 1986). Eine dritte Klasse umfasst die „bistratified“ Ganglienzellen, die dem koniozellulären Verarbeitungspfad zugerechnet werden und daher auch Konio-Zellen genannt werden (Martin, White, Goodchild, Wilder, & Sefton, 1997).

Somit unterteilen sich die vom Sehnerv kommenden Fasern im LGN in die magno- und parvozellulären Verarbeitungspfade (der koniozelluläre Pfad wird an dieser Stelle nicht weiter behandelt) (Callaway, 2005). Das LGN besteht aus sechs Schichten, wobei die beiden ventralen (Schichten 1 und 2) dem M-Pfad angehören und die vier dorsalen (Schicht 3-6) dem P-Pfad. Die Hälfte der sechs Schichten (Schicht 2,3 und 5) werden vom ipsilateralen Auge innerviert und die andere Hälfte (Schicht 1,4 und 6) vom kontralateralen Auge (Livingstone & Hubel, 1987). Es ist zu beachten, dass es sich hier um eine Halbfeldrepräsentation handelt, bei der das linke Gesichtsfeld im rechten LGN und umgekehrt das rechte Gesichtsfeld im linken LGN verarbeitet wird. Wie bei den Ganglienzellen der Retina befinden sich in allen Schichten des LGN runde on- bzw. off-center Zellen (Hubel & Wiesel, 1962).

Die verschiedenen Stufen der kortikalen visuellen Verarbeitung sind weitestgehend hierarchisch organisiert, d.h. von einer einfachen zu einer komplexen Repräsentation des visuellen Signals. Die einzelnen Module der visuellen Information werden zunächst parallel aufgeschlüsselt (Kontrast, Farbe, Textur, Bewegung) und in höheren Verarbeitungsstufen findet die Repräsentation von Objekt-Formen (Kobatake & Tanaka, 1994; Tanaka, Saito, Fukada, & Moriya, 1991) und holistischen Objekten (z.B. Gesichter, Schiltz & Rossion, 2006) statt.

## 2.3 Frühe visuelle Verarbeitung

Die vom LGN über die Sehstrahlung kommende visuelle Information gelangt in den primären visuellen Kortex (V1). Dieser wird aufgrund seines makroskopisch streifenartigen Aussehens auch striärer Kortex genannt und liegt in der Fissura calcarina des Okzipitallappens (Abbildung 2-3). Er gliedert sich in 6 Schichten. Die Axone der M und P Zellen des LGN projizieren hauptsächlich in die Schicht 4C des primären visuellen Kortex, die jeweils die Schichten 4B, 2 und 3 innervieren, von wo aus die Information in die extrastriären kortikalen Areale weitergeleitet wird (Livingstone & Hubel, 1982).

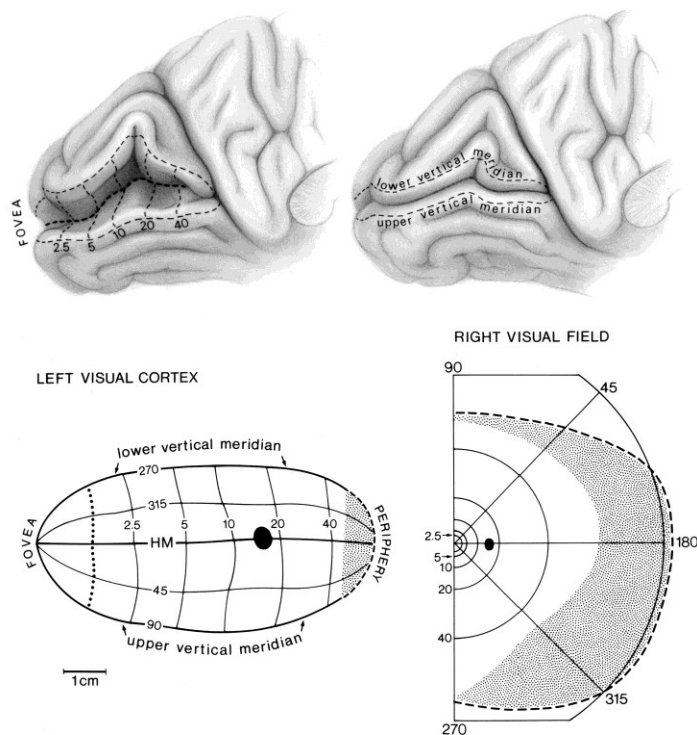
Es werden einfache und komplexe Zellen unterschieden. Die rezeptiven Felder der meisten *einfachen Zellen* in V1 (außer denen in der Eingangsschicht 4C) unterscheiden sich von denen der Ganglien- und LGN Zellen. Statt eines runden Lichtpunkts reagieren diese am besten auf längliche balkenförmige Reize. Dies ist durch den präsynaptischen Input mehrerer nebeneinander liegender on/off-center Zellen aus dem LGN auf eine einfache Zelle in V1 zu erklären. Auch diese rezeptiven Felder besitzen einen exzitatorischen und einen inhibitorischen Bereich, die entsprechend des optimalen Stimulus eine längliche Form aufweisen. Jedes Neuron in V1 besitzt eine selektive Orientierungsspezifität, d.h. es feuert am stärksten auf eine bestimmte Orientierung (z.B. vertikaler Balken) und weniger stark auf jede andere Orientierung. Die *komplexen Zellen* weisen üblicherweise größere rezeptive Felder auf und reagieren sensitiv auf bewegte balkenförmige Stimuli. Sie bekommen vermutlich Input von mehreren einfachen Zellen, deren rezeptive Felder räumlich leicht verschoben sind (Hubel & Wiesel, 1962).

Weiterhin besteht der primäre visuelle Kortex aus verschiedenen Funktionseinheiten. Wie schon erläutert, werden die Axone vom rechten und linken Auge getrennt in den Schichten des LGN verschaltet. Diese Trennung wird auch in der Eingangsschicht von V1, in den sogenannten *okulären Dominanzsäulen*, aufrecht erhalten (LeVay, Hubel, & Wiesel, 1975). Die streifenförmige Anordnung von Zellen, die entweder Input aus dem rechten oder dem linken Auge bekommen, dient vor allem der binokularen Integration. Jede okuläre Dominanzsäule beinhaltet

mehrere *Orientierungssäulen* (Bonhoeffer & Grinvald, 1991). Diese windradartig angeordneten Säulen durchziehen alle Schichten von V1 und besitzen, neben den Zellen mit konzentrischen rezeptiven Feldern der Eingangsschicht 4C, einfache und komplexe Zellen. Je ein Teilbereich des „Windrades“ (engl. pinwheel) besteht aus Zellen, deren rezeptive Felder spezifisch für eine Orientierung sind. Insgesamt werden so pro „Windrad“ alle Orientierungen repräsentiert. Im Zentrum der Orientierungssäulen befinden sich Zellen, die orientierungsunabhängig sind, die sogenannten *Blobs* (Livingstone & Hubel, 1984). Diese Bereiche befinden sich in den Schichten 2 und 3 von V1 und zeigen erhöhte Stoffwechselaktivität auf Farbreize. Sie werden durch Färbung mit dem Enzym Cytochromoxidase sichtbar.

Zusammen bilden diese Funktionseinheiten die *Hyperkolumnen*, die jeweils einen bestimmten Bereich im Gesichtsfeld repräsentieren und somit räumlich nebeneinander geordnet das gesamte visuelle Feld abdecken (Hubel & Wiesel, 1974). Daraus folgt, dass in V1 eine streng räumlich geordnete Repräsentation der Außenwelt vorliegt, wie es schon auf retinaler Ebene der Fall ist (Retinotopie, Tootell, Silverman, Switkes, & de Valois, 1982; Tootell et al., 1998).

Obwohl benachbarte Orte der Außenwelt auch in V1 nebeneinander liegen, gibt es Unterschiede in der Repräsentation. So ist der Bereich der Fovea (Ort des schärfsten Sehens) kortikal überrepräsentiert. Die Fovea umfasst einen Bereich vom Zentrum bis zu 2-3° Exzentrizität (ca. 0,01 % des Gesichtsfeldes), nimmt aber mindestens 8% der Fläche von V1 ein (gepunktete Linie in Abbildung 2-3) (Azzopardi & Cowey, 1993). Somit nimmt die in der Außenwelt deutlich größere Peripherie kortikal einen geringen Anteil der Oberfläche ein. Zum Beispiel macht die in Abbildung 2-3 grau gekennzeichnete temporale Sichel (Bereich, der nur von einem Auge wahrgenommen wird) einen großen Anteil des Gesichtsfeldes aus, nimmt aber ca. nur 5% der Gesamtfläche von V1 ein. Diese Größenunterschiede resultieren aus einer wesentlich höheren Photorezeptor- und Ganglienzelldichte in der Fovea, die eine höhere visuelle Auflösung ermöglicht, im Vergleich zur Peripherie, wo viele Photorezeptoren auf eine Ganglienzelle konvergieren (Kolb, 2003).



**Abbildung 2-3.** Der visuelle Kortex liegt im Okzipitallappen. Das rechte Gesichtsfeld wird im linken visuellen Kortex repräsentiert. Die Fovea liegt am Okzipitalpol und ist kortikal überrepräsentiert (Abb. nach Horton 1991 #618).

Wie bereits erwähnt wird in V1 jeweils die kontralaterale Gesichtsfeldhälfte abgebildet und somit werden die Gesichtsfeldhälften am vertikalen Meridian getrennt. Außerdem erfolgt eine Unterteilung der Gesichtsfeldquadranten am horizontalen Meridian. Informationen, die aus dem oberen Gesichtsfeld stammen, werden im unteren (ventralen) V1 und das untere Gesichtsfeld wird im oberen (dorsalen) V1 repräsentiert. Der horizontale Meridian ( $180^\circ$ ) liegt anatomisch genau mittig in der Fissura calcarina. Die Repräsentation des vertikalen Meridians des unteren Gesichtsfelds liegt dorsal des horizontalen Meridians und die des oberen Gesichtsfeldes ventral des horizontalen Meridians (Abbildung 2-3). Alle dazwischen liegenden Gesichtsfeldorte werden ihrer retinotopen Lage entsprechend zwischen den Meridianen abgebildet. An den Grenzen des vertikalen Meridians beginnt das nächste visuelle Areal (V2), dessen Repräsentation der Außenwelt eine genaue

Spiegelung von V1 ist und das mit dem vertikalen Meridian beginnt (DeYoe et al., 1996; Horton & Hoyt, 1991a; Sereno et al., 1995).

## 2.4 Extrastriärer Kortex

Angrenzend an V1 liegt der extrastriäre Kortex, dessen Areale als V2, VP, V3, V4v, V5/MT bezeichnet werden (DeYoe et al., 1996). Von V2 gibt es, ähnlich wie in V1, jeweils ein dorsales (d) und ein ventrales (v) Äquivalent (V2d und V2v), das jeweils eine Quadrantenrepräsentation des Gesichtsfeldes aufweist. Analog zu den Blobs in V1 befinden sich in V2 Bereiche, die sich stärker durch Cytochromoxidase anfärben lassen und Bereiche, die nur gering angefärbt werden (Livingstone & Hubel, 1983). Diese sind streifenförmig und werden in dünne und dicke Streifen unterschieden (engl. „thin“ und „thick“ Stripes). Die angefärbten Streifen sind unterbrochen von wenig angefärbten Zwischenstreifen-Regionen. Die dünnen Streifen sind vorwiegend mit den Blob-Regionen aus Schicht 2 und 3 von V1 verbunden und projizieren, ebenso wie die Zwischenstreifen-Regionen in V4, zu einem Teil des ventralen Pfades. Die dicken Streifen in V2 erhalten ihren Eingang aus der V1 Schicht 4B und projizieren weiter in das mittlere temporale (MT) Areal, welches vor allem Bewegungsinformationen verarbeitet und dem dorsalen Pfad zugeordnet wird. Es gibt auch direkten Input von V1 nach MT. Die dünnen Streifen in V2 werden mit dem parvozellulären Pfad assoziiert und die dicken Streifen mit dem magnozellulären. Diese Unterteilung zeigt, dass sich der dorsale und ventrale Pfad auch auf zellulärer Ebene unterscheiden und somit verschiedene Anteile des visuellen Signals vorrangig verarbeiten. Somit wird auch auf kortikaler Ebene die parallele Verarbeitung von P und M Pfad aufrecht erhalten, zumindest zu einem bestimmten Grad. Diese Unterteilung scheint jedoch nicht komplett zu sein und durch Verbindungen, insbesondere in den höheren visuellen Arealen, kommt es zu einem Informationsaustausch zwischen den beiden Systemen (Merigan & Maunsell, 1993). Dorsal von V2d grenzt das Areal V3 und ventral von V2v schließt sich das Areal VP (seltener V3v bezeichnet) an (DeYoe et al., 1996; Sereno et al., 1995). Der tertiäre visuelle Kortex (V3/VP) wird mit der Formverarbeitung assoziiert, jedoch ist dieses Areal beim Menschen bislang wenig untersucht. Ventral von VP schließt sich

das Areal V4v an, dem die Verarbeitung vor allem von Farbe zugeordnet wird (Lueck et al., 1989; Sereno et al., 1995; Lueck et al., 1989; Wandell, Dumoulin, & Brewer, 2007). Ein Verlust dieses Areals durch einen Infarkt führt zur Farbenblindheit (Achromatopsie) (Zeki, 1990). Anders als beim Affen scheint dieser Bereich bei Menschen nur ein ventrales Äquivalent zu haben und nicht mehr nur einen Gesichtsfeldquadranten, sondern ein Halbfeld zu repräsentieren (Goddard, Mannion, McDonald, Solomon, & Clifford, 2011). Die rezeptiven Felder der einzelnen Zellen sind hier deutlich größer als in V1 oder V2 (Desimone & Schein, 1987).

## **2.5 Höhere visuelle Verarbeitung**

Es zeigt sich, dass die bisher streng retinotop und modulare visuelle Verarbeitung abgelöst wird von einer abstrakteren Ebene, auf der die Repräsentation komplexer visueller Stimuli wie den Objekten beginnt. Auch anatomische Unterschiede in den Zellstrukturen zwischen den Arealen (wie in V1 und V2) verschwimmen zunehmend in den höheren Verarbeitungsstufen. Durch moderne bildgebende Verfahren, wie der funktionellen Magnetresonanztomografie (fMRT) (Brewer, Liu, Wade, & Wandell, 2005; Gilaie-Dotan, Nir, & Malach, 2008; Grill-Spector, 2003; Ishai, Ungerleider, Martin, Schouten, & Haxby, 1999; Puce, Allison, Asgari, Gore, & McCarthy, 1996), und Einzelzellableitungen bei Affen (Kriegeskorte et al., 2008) konnten Bereiche im ventralen Kortex definiert werden, die spezifische Funktionen für die Objekterkennung aufweisen. Beim Affen wurde im inferioren temporalen (IT) Kortex ein objektsensitives Areal nachgewiesen. Beim Menschen wurde im lateralen okzipito-temporalen Kortex ein homologes Areal identifiziert, das selektiv auf Objekte aller Art reagiert (engl. lateral occipital complex, *LOC*) (Malach et al., 1995). In der funktionellen MRT zeigt dieser Bereich höhere Aktivierung, wenn Bilder von Objekten gezeigt werden, als wenn dieselben Bilder verwürfelt sind. Ein im fusiformen Gyrus liegendes Areal ist auf die Gesichtserkennung spezialisiert (engl. fusiform face area, *FFA*) (Kanwisher, McDermott, & Chun, 1997) und im parahippokampalen Gyrus befindet sich ein Bereich, der spezifisch auf Häuser und Landschaften reagiert (engl. parahippocampal place area, *PPA*) (Epstein &

Kanwisher, 1998). Jedes dieser Areale ist stärker aktiv, wenn ein Reiz entsprechend der Spezialisierung dargeboten wird, als wenn Reize anderer Kategorien präsentiert werden. Diese Areale sind dem ventralen Pfades zuzuordnen und entsprechend mit der Objekterkennung assoziiert. Dennoch ist nach wie vor wenig bekannt über die Interaktion der sensorischen Information aus den früheren Arealen mit Hirnbereichen, die mit höheren kognitiven Funktionen in Verbindung gebracht werden.

## **2.6 Positionsinvarianz und kontralateraler Bias**

Mit steigender Komplexität in den höheren visuellen Verarbeitungsstufen sinkt die Genauigkeit der Retinotopie. Dies hängt unter anderem damit zusammen, dass die rezeptiven Felder in den höheren Arealen größer als in den frühen visuellen Arealen sind (Kravitz, Vinson, & Baker, 2008). In V1 sind die rezeptiven Felder klein (ca.  $1^\circ$  Sehwinkel, können aber auch wesentlich kleiner sein) und somit ist stark positionsabhängig, wann eine Zelle reagiert. Im LOC sind die rezeptiven Felder mit durchschnittlich  $10^\circ$  deutlich größer und die einzelne Zelle reagiert auf einen Reiz, unabhängig davon, welche Position dieser in den  $10^\circ$  hatte. Diese steigende Positionsinvarianz scheint für die Objekterkennung von großer Bedeutung zu sein, da es weniger wichtig ist, wo sich das Objekt befindet, sondern entscheidender, um was für ein Objekt es sich handelt. Allerdings ist anzumerken, dass es in LOC Zellen gibt, deren rezeptive Felder eine stärkere Positionsabhängigkeit aufweisen ( $< 5^\circ$ ) und Zellen, die eher positionsinvariant sind (rezeptives Feld  $> 20^\circ$ ). Funktionelle MRT Studien zeigen außerdem, dass LOC neben der Objektselektivität retinotop organisiert ist (Sayres & Grill-Spector, 2008; Gardner, Merriam, Movshon, & Heeger, 2008). Dies weist darauf hin, dass neben einer positionsinvarianten Objekterkennung auch eine Positionscodierung des visuellen Stimulus erhalten bleibt.

Aufgrund der größeren rezeptiven Felder in den höheren objektselektiven Arealen (LOC, FFA, PPA) sind auch die beiden Gesichtsfelder nicht mehr komplett getrennt repräsentiert. Die rezeptiven Felder decken zusätzlich zum kontralateralen Halbfeld

auch bis zu 20° des ipsilateralen Gesichtsfeldes ab (Kravitz et al., 2008). Dies hat zur Folge, dass diese Areale auch auf ipsilaterale Stimulation reagieren. Dennoch werden Reize im kontralateralen Gesichtsfeld bei der Verarbeitung bevorzugt (kontralateraler Bias (deutsch: kontralaterale Vorliebe). Auch fMRT Studien zeigen im Vergleich zu ipsilateraler Stimulation eine erhöhte Aktivierung auf kontralateral präsentierte Stimuli (Hemond, Kanwisher, & de Op Beeck, 2007; McKyton & Zohary, 2007; Niemeier, Goltz, Kuchinad, Tweed, & Vilis, 2005).

## **2.7 Bottom-up und top-down**

Bisher wurde das visuelle System als ein vorwärts gerichtetes System beschrieben, in dem die Information einer Hierarchie folgend in eine Richtung verarbeitet wird. Diese stimulusgetriebene Verarbeitung wird auch bottom-up oder feedforward (engl., vorwärts geleitete) Verarbeitung genannt. Es ist mittlerweile bekannt, dass die Information auf jeder Stufe, aber insbesondere in den kortikalen Verarbeitungsstufen, immer rückprojiziert wird (engl. feedback). Eine solche top-down („von oben nach unten“) Modulation dient nach heutigem Wissen der Kommunikation zwischen den Arealen und dem Abgleich von Information aus verschiedenen Verarbeitungsstufen (Engel, Fries, & Singer, 2001; Lamme, Supèr, & Spekreijse, 1998).

## **3. Objektkategorisierung**

Nachdem die grundlegenden Prinzipien der visuellen Verarbeitung geklärt wurden, kann nun die Stufe der komplexen Objekterkennung betrachtet werden. Objektkategorisierung bezeichnet die Klassifizierung von Objekten in Gruppen, die zusammengehörige Merkmale besitzen. So können ein Hund, eine Katze und ein Fisch alle in die Kategorie „Tier“ eingeordnet werden. Bei der Objektkategorisierung spielen neben der Verarbeitung der sensorischen Information auch höhere kognitive und *top-down* Prozesse eine Rolle (Delorme, Rousselet, Macé, & Fabre-Thorpe, 2004; Ganis, Schendan, & Kosslyn, 2007; Schendan & Stern, 2008). Generell kann der Prozess der Objektwahrnehmung in drei Phasen



beschrieben werden (Warrington & Taylor, 1978). In einer ersten, perzeptiven Phase wird das Objekt visuell verarbeitet und die spezifischen Merkmale werden extrahiert. Dem folgt die zweite, semantische Phase, in der die Bedeutung des Objektes erschlossen wird. In der dritten, der lexikalen Phase, erfolgt die Benennung des Objektes. Die folgende Beschreibung der Objektkategorisierung beschränkt sich auf die perzeptive und semantische Phase.

### **3.1 Perzeptuelle Verarbeitungsstufe der Objektkategorisierung**

Die Verarbeitung von Objekten erfolgt nach heutigem Wissen vor allem in den höheren objektselektiven Arealen des okzipito-temporalen Kortex. Zu den wichtigsten zählen LOC, FFA und PPA. Es konnten auch andere spezialisierte Areale im objektselektiven Kortex beim Menschen gefunden werden, auf die hier jedoch nicht näher eingegangen wird<sup>1</sup>. Trotz der Spezialisierung einiger Hirnbereiche für bestimmte Kategorien wird davon ausgegangen, dass Objekte in einem großen neuronalen Netzwerk verarbeitet werden (Haxby et al., 2001; Hanson, Matsuka, & Haxby, 2004). Somit, so die Theorie, ist die Information über ein Objekt (z.B. Form, Bewegung, Bedeutung etc.) in verschiedenen kortikalen Regionen repräsentiert, die miteinander interagieren (Chao, Haxby, & Martin, 1999, Ishai, 2008, Martin, 2007).<sup>1</sup>

Menschen sind sehr gut darin, auch extrem kurz präsentierte komplexe Szenen schnell zu erkennen und zu kategorisieren (Thorpe, Fize, & Marlot, 1996). Diese sogenannte „ultraschnelle Objektkategorisierung“ geht davon aus, dass eine reine feedforward Verarbeitung für die Objektwahrnehmung genügt. Demnach wird die perzeptuelle Stufe der Objekterkennung größtenteils durch eine vorwärtsgerichtete neuronale Aktivierung im ventralen Cortex erreicht und so werden auch komplexe

---

<sup>1</sup> Beispiele: Visual Word Form Area (VWFA, visuelles Wort-Form Areal): Hirnregion, die selektiv auf geschriebene Wörter reagiert (Starrfelt & Gerlach (2007)); Extrastriate body area (EBA, extrastriäres Körperareal): reagiert primär auf Körperteile (Downing, Jiang, Shuman, and Kanwisher (2001)).

Szenen und Objekte analysiert (DiCarlo, Zoccolan, & Rust, 2012; Thorpe et al., 1996; Gale & Laws, 2006; Torralba & Oliva, 2003).

Dennoch zeigen Studien, dass nicht die feedforward Verarbeitung allein die komplexen Prozesse der Objektkategorisierung erklären kann (Fenske, Aminoff, Gronau, & Bar, 2006). Feedback Projektionen und horizontale Verbindungen innerhalb von Arealen weisen auf ein integratives System hin, das auch zurückkommende Informationen erhält und weiterverarbeitet (Lamme & Roelfsema, 2000).

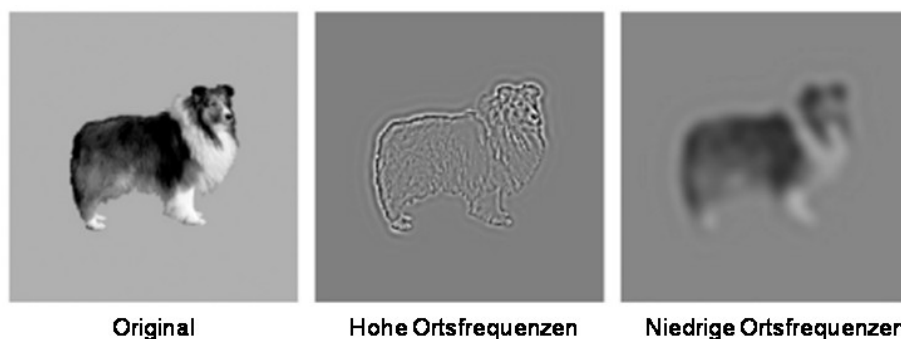
### **3.2 Top-down Modulation der Objektkategorisierung**

In der semantischen Phase der Objektverarbeitung wird dem Objekt eine Bedeutung beigemessen. Diese Bedeutung wiederum kann durch Rückkopplungsprozesse (*top-down* Modulation) Einfluss auf die Wahrnehmung von Objekten nehmen. Zu den top-down Einflüssen zählen Erwartungen, Expertise, Aufmerksamkeit und Intention. Sie beeinflussen die Verarbeitung eines Objektes und haben somit einen Einfluss auf das Verhalten (Bar et al., 2006; Delorme, Richard, & Fabre-Thorpe, 2010; Evans & Treisman, 2005; Harel, Ullman, Harari, & Bentin, 2011). Bestimmte Versuchsparadigmen können diese top-down Mechanismen selektiv untersuchen und ihren Einfluss auf die höheren Verarbeitungsmechanismen der Objektwahrnehmung validieren. In der ersten Studie der vorliegenden Arbeit werden Ebene und Art von Kategorien, sowie der Kontexteinfluss untersucht.

#### **3.2.1 Ebenen der Abstraktion eines Objektes**

Ein und dasselbe Objekt kann als „Tier“ (übergeordnete Ebene), „Hund“ (Basis-Ebene) oder „Schäferhund“ (untergeordnete Ebene) bezeichnet werden (Rosch, Mervis, Gray, Johnson, & Boyesbraem, 1976). Eine solche semantische Einordnung in verschiedene Kategorie-Ebenen deutet auf unterschiedliche Verarbeitungsanforderungen an das visuelle System hin. Dies wurde unter anderem untersucht, indem für die Objektkategorisierung relevante Informationen manipuliert wurden. Neben den Kanten und der Orientierung in einem Bild sind die

Ortsfrequenzen, d.h. die Anzahl der hell-dunkel Übergänge pro Raumeinheit, von Bedeutung (Maffei & Fiorentini, 1973). Durch eine Fouriertransformation lässt sich ein Bild in seine räumlichen Frequenzbereiche (Ortsfrequenzen) unterteilen. Durch Filterung bestimmter Frequenzen können so Stimuli in die einzelnen Frequenzdomänen unterteilt werden. Die niedrigen Ortsfrequenzen bilden demnach die groben Formen eines Objektes, während die hohen Ortsfrequenzen die detaillierte Objektinformation bilden (Abbildung 3-1). Für eine Kategorisierung auf der übergeordneten Ebene („Tier“) ist die Analyse der niedrigen Ortsfrequenzen, also der groben Formunterschiede, ausreichend. So reicht für die Kategorisierung „Tier“ in vielen Fällen die äußere, organische Form des Objektes. Je detaillierter ein Objekt kategorisiert wird, desto genauer muss die visuelle Information sein. Um Objekte auf der Basis-Ebene oder der untergeordneten Ebene zu kategorisieren, sind vor allem die hohen Ortsfrequenzen relevant (Bex, Solomon, & Dakin, 2009; Collin & McMullen, 2005; Goffaux et al., 2011; Peyrin, Baciú, Segebarth, & Marendaz, 2004). Neben der groben Form spielen die Textur und Farbe des Felles, die Anordnung von Augen, Ohren und Schwanz usw. eine Rolle. So entstand die Theorie, dass zuerst die groben und danach die feinen Informationen verarbeitet werden (engl. coarse-to-fine grained processing, Goffaux et al., 2011).



**Abbildung 3-1.** Beispielstimuli, bei denen hohe und niedrige Ortsfrequenzen herausgefiltert wurden (Collin & McMullen, 2005).

In der Literatur wird häufig ein Verhaltens-Vorteil für die Basis-Ebene beschrieben (Johnson & Mervis, 1997; Rosch et al., 1976; Tanaka & Taylor, 1991). Man kann

die Basis-Ebene „Hund“ wesentlich schneller und besser benennen als die Ebenen „Tier“ oder „Schäferhund“. Dies widerspricht der coarse-to-fine grained Theorie, die davon ausgeht, dass als erstes die grobe Form eines Objektes verarbeitet wird, bevor eine genauere Analyse möglich ist. Es konnte gezeigt werden, dass der Vorteil für die Basis-Ebene verschwindet wenn die Reize sehr kurz dargeboten werden und eine Antwort per Knopfdruck erfolgen sollte, anstatt das Objekt zu benennen (Large, Kiss, & McMullen, 2004; Macé, Joubert, Nespoulous, & Fabre-Thorpe, 2009; Rogers & Patterson, 2007). Unter diesen Bedingungen erfolgt die Kategorisierung auf der übergeordneten Ebene am schnellsten.

### **3.2.2 Belebte versus unbelebte Objektkategorien**

Auch die Art der Kategorie hat Einfluss auf das Antwortverhalten. Es wurden vor allem Unterschiede zwischen belebten und unbelebten Kategorien gefunden. Es ist nach wie vor umstritten, ob die „Belebtheit“ von Objekten in getrennten neuronalen Netzwerken verarbeitet wird. Patientenstudien haben gezeigt, dass selektive Defizite bei der Erkennung von belebten oder unbelebten Objekten auftreten können (Riddoch et al., 2008). Daher lassen sich unterschiedliche Netzwerke zur Verarbeitung dieser Objektkategorien vermuten. Auch Verhaltensstudien und funktionelle MRT Versuche mit gesunden Probanden weisen auf getrennte Verarbeitungsprozesse von belebten und unbelebten Objekten hin. (Chao, Weisberg, & Martin, 2002) haben gezeigt, dass belebte Kategorien eher im lateralen und unbelebte Kategorien eher im medialen Temporallappen verarbeitet werden. Analog kommt es auch zu Unterschieden im Verhalten, je nachdem, ob belebte oder unbelebte Objekte kategorisiert werden (Caramazza & Shelton, 1998). Einige Studien finden einen Vorteil für belebte Kategorien (z.B. Hillis & Caramazza, 1991), andere für unbelebte (z.B. Warrington & Shallice, 1984).

### **3.2.3 Kontexteffekte**

Der Kontext, in den ein Stimulus eingebettet ist, beeinflusst die Kategorisierungsleistung. Am schnellsten kann ein Objekt kategorisiert werden, wenn es sich in einem semantisch und räumlich passenden (kongruenten) Kontext

befindet. Passen Objekt und Hintergrund nicht zusammen, machen Probanden mehr Fehler und sind langsamer bei der Objektkategorisierung. Bisher wurden Einflüsse der Semantik (Davenport & Potter, 2004; Joubert, Fize, Rousselet, & Fabre-Thorpe, 2008), der Größe, der Position (Biederman, Mezzanotte, & Rabinowitz, 1982) und der Orientierung (Rieger, Koechy, Schalk, Grueschow, & Heinze, 2008) gefunden. Allerdings gibt es auch Studien, die einen kontextabhängigen Einfluss auf die Objektkategorisierung nicht zeigen konnten (Hollingworth & Henderson, 1998).

#### **4. Störungen des visuellen Systems**

Warum sind Patientenstudien sinnvoll? Die Schädigung bestimmter Gehirnregionen und die einhergehenden Defizite liefern Rückschlüsse auf die Funktion dieser Bereiche. Die von Ungerleider und Mishkin (Ungerleider & Mishkin, 1982) im Affen nachgewiesene Unterscheidung zwischen dorsalem und ventralem Pfad konnte beim Menschen anhand von zwei Patienten mit gegensätzlichen Symptomen bestätigt werden (Goodale & Humphrey, 1998; Goodale & Milner, 1992). Patientin DF litt nach einer Kohlenmonoxidvergiftung an einer bilateralen ventralen Schädigung des lateralen okzipito-temporalen Kortex. Sie konnte weder Formen erkennen, noch deren Orientierung angeben. Sollte ein Gegenstand jedoch in einer bestimmten Orientierung durch eine Öffnung geschoben werden, konnte die Patientin dies relativ fehlerfrei durchführen. Patientin RV konnte dagegen nach einer Schädigung des parieto-okzipitalen (dorsalen) Kortex zwar Objekte erkennen, jedoch war das Greifen eines Objektes häufig fehlerhaft. Die Verarbeitung von visueller Information in einem dorsalen und einem ventralen System konnte auch in fMRT Studien beim gesunden Menschen (Grill-Spector, 2003; Konen & Kastner, 2008; Mahon et al., 2007; Wandell et al., 2007) nachgewiesen werden. Dies zeigt, dass Läsionsstudien in Kombination mit anderen Methoden einen großen Nutzen für das Verständnis des Gehirns liefern können. Neben Einzelfallstudien (Karnath et al., 2009; Goebel, Muckli, Zanella, Singer, & Stoerig, 2001) werden Gruppenstudien durchgeführt, um strukturelle und funktionelle Korrelate visueller Störungen zu quantifizieren (Rorden & Karnath, 2004; Bickerton, Samson, Williamson, &

Humphreys, 2011; Cavezian et al., 2010; Lambert, Swain, Miller, & Caine, 2006; Nelles et al., 2007; Warrington & Taylor, 1978). Gruppenstudien eignen sich besonders, um Läsionsorte und Symptome zu korrelieren (Rorden & Karnath, 2004). Da Läsionen bei Patienten meistens relativ große Kortextbereiche umfassen, ist es schwierig, den genauen Ort auszumachen, dessen Schädigung zu einer spezifischen Funktionsstörung führt. Untersucht man jedoch Patientengruppen mit ähnlichen Läsionsorten oder ähnlichen Symptomen, kann im Gruppenmittel der für eine bestimmte Hirnfunktion kritische Bereich festgestellt werden. In der vorliegenden Arbeit wurde eine Gruppe von Patienten mit Läsionen im okzipito-temporalen Kortex untersucht. Diese dem ventralen Pfad zugeordneten Hirnbereiche sind wesentlich dafür bekannt zur Objekterkennung beizutragen und ihre Schädigung kann zu Defiziten der Objekterkennung führen. Die hier untersuchten Patienten weisen eine Läsion auf, zeigen jedoch keine klinisch nachweisbare Störung der Objekterkennung. Dies ist ein wesentlicher Unterschied zu sonstigen Patientenstudien. Es stellt sich die Frage, ob subklinische Defizite vorhanden sind, die nur mittels genauer Testung validiert werden können und durch konventionelle klinische Tests nicht nachweisbar sind.

#### **4.1 Zerebral bedingte visuelle Störungen**

Unter zerebral bedingten visuellen Störungen versteht man jegliche Form von eingeschränkter visueller Empfindung oder Wahrnehmung, die durch erworbene oder entwicklungsbedingte Schäden am Gehirn entstehen kann. Zum Gehirn (Zerebrum) gehören die Retina (als vorgelagerter Teil des Gehirns), der Sehnerv und die Sehstrahlung und die kortikalen und subkortikalen Hirnstrukturen. Im Folgenden werden vorrangig kortikal bedingte visuelle Störungen als Folge eines ischämischen Infarktes (Schlaganfall) behandelt. Es gibt zahlreiche visuelle Störungen, die nach einem Schlaganfall im okzipitalen oder okzipito-temporalen Kortex auftreten können. An dieser Stelle sollen jedoch hauptsächlich zwei Störungen beschrieben werden: die *Hemianopsie* und die visuelle *Objektagnosie*.

#### 4.1.1 Hemianopsie

Hemianopsie oder halbseitiger Gesichtsfeldausfall bezeichnet den Verlust der Wahrnehmung von Lichtreizen, was zur Blindheit in den entsprechenden Teilen des Gesichtsfeldes führt. Nach postchiasmatischen Schädigungen kommt es zur homonymen Hemianopsie, d.h. zu binokularer Verlust der Sehleistung im kontraläsionalen Gesichtsfeld (Zhang, Kedar, Lynn, Newman, & Biousse, 2006). Linksseitige Schädigungen führen zu rechtsseitigen Gesichtsfeldausfällen beider Augen und rechtsseitige Schädigungen zu linksseitigen Gesichtsfeldausfällen. Vom Schädigungsort ist abhängig, wie groß der Gesichtsfeldausfall ist und welche Teile des Gesichtsfeldes betroffen sind. Eine Hemianopsie tritt nach unilateralen Schädigungen des LGN, der Sehstrahlung oder der frühen visuellen Areale auf. Bei einer kompletten Hemianopsie ist das gesamte unilaterale Gesichtsfeld betroffen, bei einer inkompletten Hemianopsie sind Teile der betroffenen Gesichtsfeldhälfte noch intakt. Häufig bleiben nach kortikalen Schädigungen die zentralen  $1^{\circ}$  -  $10^{\circ}$ , also die Macula lutea, intakt (engl. macula sparing, Leff, 2004). Unklar ist, ob diese Aussparung des zentralen Gesichtsfeldes durch eine bilaterale kortikale Repräsentation des zentralen Gesichtsfeldes oder durch inkomplette Schädigung des primären visuellen Kortex bestehen bleibt (Leff, 2004). Als Quadrantenanopsie wird ein Gesichtsfeldausfall bezeichnet, wenn nur ein Gesichtsfeldquadrant betroffen ist. Eine Quadrantenanopsie entsteht durch eine teilweise Schädigung der Sehstrahlung oder der frühen visuellen Areale. Nach Schädigungen oberhalb der Fissura calcarina ist das untere Gesichtsfeld betroffen und umgekehrt. Bilaterale postchiasmatische Schädigungen können zur kompletten Erblindung führen. Sehr kleine Läsionen führen zu umschriebenen Ausfällen im Gesichtsfeld, sogenannten Skotomen.

Gesichtsfeldausfälle sind die häufigste Folge nach Infarkten des Posteriorstromgebiets mit einer Inzidenz von 57 – 94% (Brandt, Steinke, Thie, Pessin, & Caplan, 2000; Zihl, 2000). Neben dem kompletten Verlust der Sehleistung können auch einzelne Modalitäten des Sehens verloren gehen, eine Folge von Schädigung der intermediären visuellen Areale (V2-V5). So wurden Einschränkungen der Bewegungswahrnehmung (Akinetopsie; Zeki, 1991; Zihl, von

Cramon, & Mai, 1983; Zihl, von Cramon, Mai, & Schmid, 1991), Farbwahrnehmung (Achromatopsie; Rizzo, Smith, Pokorny, & Damasio, 1993; Rizzo et al., 1993) und der Größenwahrnehmung (Berryhill, Fendrich, & Olson, 2009) beschrieben.

#### **4.1.2 Visuelle Agnosien**

Wesentlich seltener werden komplexe visuelle Wahrnehmungsstörungen diagnostiziert. Nach ventraler Schädigung kann die Formwahrnehmung betroffen und somit die Objekterkennung eingeschränkt sein. Visuelle Agnosien (griechisch: *a* - kein, nicht; *gnosis* – Erkenntnis) treten nach uni- oder bilateralen okzipito-temporalen Schädigungen auf und sind nicht durch sensorische Defizite zu erklären (Barton, 2011; Lissauer H., 1890). Es werden zwei Formen von Agnosien unterschieden. Die perzeptuelle Agnosie, bei der die frühe, perzeptuelle Objektwahrnehmung gestört ist, und die assoziative Agnosie, bei der das Objekt zwar wahrgenommen werden kann, die Bedeutung (Semantik) jedoch nicht erkannt wird. Diagnostisch werden diese beiden Formen durch das Abzeichnen von Objekten unterschieden. Bei der apperzeptiven Agnosie können einfache Objekte nicht als zusammenhängende Form abgezeichnet werden, während bei der assoziativen Agnosie ein Abzeichnen meistens noch gelingt. Dennoch ist umstritten, ob reine Formen dieser beiden Störungsbilder existieren, oder ob es sich immer um Mischformen handelt, wobei die eine oder andere Form dominiert (Barton, 2011). Nach heutigem Kenntnisstand gibt es verschiedene Unterklassen von visueller Agnosie:

apperzeptive Agnosie:

- Formagnosie: die Unfähigkeit einfache Formen zu erkennen und voneinander zu unterscheiden (Goodale, Milner, Jakobson, & Carey, 1991; Karnath et al., 2009)
- Integrative Agnosie: Formelemente werden nicht als zusammenhängend erkannt (Gestaltzerfall) (Riddoch & Humphreys, 1987a)



Transformationsagnosie: Unfähigkeit, Objekte in ungewöhnlichen Blickwinkeln zu erkennen (Warrington & James, 1988)

Assoziative Agnosie: Objekte werden erkannt, die Bedeutung des Objektes jedoch nicht (McCarthy & Warrington, 1986)

- Mnestiche Agnosien: das Gedächtnis über die Form eines Objektes oder das semantische Gedächtnis können defizitär sein (Riddoch & Humphreys, 1987b).
- Tier-/Nicht-Tier Agnosie: Unfähigkeit, eine bestimmte Kategorie von Objekten zu erkennen. Es gibt eine größere Inzidenz für die Unfähigkeit, belebte Dinge zu erkennen (Riddoch et al., 2008).

Weiterhin gibt es einige spezielle Formen der Agnosie, die in Kombination, aber auch unabhängig von anderen Objektagnosien auftreten können. Hierzu zählen die Prosopagnosie, bei der bekannte Gesichter nicht erkannt oder unbekannte Gesichter nicht voneinander unterschieden werden können (Barton, 2003). Bei der Alexie können die Patienten nur Buchstabe für Buchstabe lesen (engl. letter-by-letter reading) und Wörter als Ganzes werden nicht erkannt (Warrington & Shallice, 1980). Eine weitere Agnosieform, die optische Aphasie oder modalitätsspezifisch visuelles Fehlbenennen, zeigt eine dritte Klasse von Objekterkennungsstörung auf (de Renzi, 2000). Objekte können zwar erkannt werden, die Benennung ist jedoch nicht möglich. Die perzeptuelle und semantischen Verarbeitungsprozesse scheinen hier intakt zu sein, die lexikalische Repräsentation ist jedoch geschädigt.

## **4.2 Ischämischer Infarkt**

Die häufigste Form von Schlaganfällen ist der ischämische Infarkt, bei dem es durch eine stark verminderte Durchblutung zum Absterben von Hirngewebe kommt. Verschiedene arterielle Stromgebiete versorgen das Gehirn mit Blut (Zorowitz, Baerga E., & Cuccurullo S. J., 2009). Die Arteria cerebri media (Mediastromgebiet; engl. middle cerebral artery, MCA) bildet sich aus der Arteria carotis interna (innere Halsschlagader) und versorgt große Teile des Temporal- Parietal- und Frontallappens. Die Arteria cerebri posterior (Posteriorstromgebiet; engl. posterior

cerebral artery, PCA) teilt sich aus der Arteria basilaris und versorgt den Okzipitallappen, den unteren Temporallappen, den Hippocampus und den Thalamus (Brandt, Thie, Caplan, & Hacke, 1995; Brandt et al., 2000). Infarkte des hinteren Mediastromgebietes und des Posteriorstromgebietes können zu kortikal bedingten visuellen Störungen führen.

### **4.3 Reorganisationsprozesse nach einem Schlaganfall**

Nach einem Infarkt werden verschiedene Phasen durchlaufen, in denen das geschädigte Hirngewebe vernarbt und umliegende, wieder durchblutete Bereiche (Penumbra) abheilen. Es werden die Akutphase (bis 24 Stunden nach Infarkt), die Subakutphase (1 Tag - 6 Wochen nach Infarkt) und die frühe (ab 6 Wochen nach Infarkt), sowie späte (ab 6 Monate nach Infarkt) chronische Phase unterschieden. In allen Phasen finden Reorganisationsprozesse statt, durch die verloren gegangene Funktionen wieder hergestellt werden können. Das Gehirn ist plastisch und verändert sich im Laufe eines Lebens ständig. Auch nach einer Schädigung kommt es zu einer funktionellen Reorganisation. Wie genau diese plastischen Veränderungen ablaufen, ist nach wie vor ungeklärt. Es gibt Hinweise, dass das umliegende Gewebe die Funktion des geschädigten Bereiches übernimmt (Cramer, Shah, Juranek, Crafton, & Le, 2006). Andere Studien zeigen, dass die gesunde Hemisphäre Funktionen der geschädigten Hemisphäre übernehmen kann (Schaechter & Perdue, 2008). Da bei der Reorganisation des Hirngewebes vieles unverstanden ist, können Reorganisationsprozesse die Interpretation von Ergebnissen aus Patientenstudien erschweren. Spontane Veränderungen finden hauptsächlich in den ersten 3 Monaten der akuten und subakuten Phase statt. Obwohl durch spezielle Rehabilitationsmaßnahmen auch nach der akuten Phase Erfolge erzielt werden können, gelten die spontanen Reorganisationsprozesse in der chronischen Phase als abgeschlossen (Cramer, 2008b, 2008a).

## 5. Methoden

### 5.1 Psychophysik

Die Psychophysik ist ein Verfahren, bei dem die Wechselbeziehung der subjektiven Wahrnehmungsleistung mit objektiven physikalischen Messgrößen untersucht wird (Fechner, 1860). So kann die Funktionsweise des Gehirns indirekt mit physikalisch definierten Reizen untersucht werden. In der klassischen Psychophysik werden vor allem Wahrnehmungs- und Differenzschwellen ermittelt: „Wie intensiv muss ein visueller Reiz sein, um gerade noch erkannt zu werden?“, „Wie groß muss der Unterschied zwischen zwei Reizen sein, um diese Differenz wahrzunehmen?“. Klassisch wird die Ermittlung der Wahrnehmungsschwelle bei der Untersuchung des Gesichtsfeldes (Perimetrie) angewendet. Hier sollen weiße Lichtpunkte mit unterschiedlicher Leuchtdichte auf einem Hintergrund, der eine feste definierte Leuchtdichte besitzt, erkannt werden. Der geringste Luminanz-Kontrast zwischen Lichtpunkt und Hintergrund, der gerade noch wahrgenommen wird, wird als Schwelle bezeichnet.

Im Folgenden wird eine Methode zur Untersuchung des menschlichen visuellen Systems vorgestellt, die streng genommen nicht zur Psychophysik gehört: die ultraschnelle Objekterkennung. Dennoch bedient man sich hier objektivierbarer, physikalisch definierter Reize, um einen komplexen Prozess der visuellen Wahrnehmung zu untersuchen: die Objekterkennung.

#### 5.1.1 Ultraschnelle Objekterkennung

Die Objektverarbeitung wird oft mit dem Paradigma der ultraschnellen Objekterkennung untersucht (Thorpe et al., 1996). Hierbei werden Bilder von komplexen visuellen Szenen für sehr kurze Zeit (zwischen 20 – 100 ms) dargeboten und der Proband wird angewiesen, so korrekt und schnell wie möglich per Knopfdruck auf diese zu antworten. Die Bilder enthalten entweder ein Zielobjekt (z.B. ein Tier) oder gehören bestimmten Kategorien an, die unterschieden werden sollen (z.B. Landschaften versus Städte). Häufig werden sogenannte *Go/NoGo*

Antworten verlangt. Es wird nur geantwortet, wenn der Zielreiz auf dem Bild war, ansonsten wird keine Antwort gegeben (Delorme et al., 2010; Rousselet, Joubert, & Fabre-Thorpe, 2005; Thorpe et al., 1996). Dabei ist die Hemmung einer Antwort bei Nicht-Zielreizen notwendig. Eine andere Methode ist die *binary forced choice* Aufgabe (Guyonneau, Kirchner, & Thorpe, 2006). Hier gibt es zwei Antwortmöglichkeiten (z.B.: war es Kategorie A oder B) und der Proband ist angehalten, nach jeder Bildpräsentation zu antworten. Auch bei einer *Ja/Nein* Aufgabe ist nach jeder Reizpräsentation eine Antwort erforderlich und die Aufgabe ist, zu entscheiden, ob ein Zielreiz vorhanden war (Ja) oder nicht (Nein) (Bacon-Mace, Kirchner, Fabre-Thorpe, & Thorpe, 2007). Nach statistischen Gesetzen liegt die Ratewahrscheinlichkeit bei zwei Antwortmöglichkeiten bei 50 Prozent richtiger Antworten und die Wahrnehmungsschwelle liegt bei 75 Prozent richtiger Antworten festgelegt (Wendepunkt der psychometrischen Funktion) (Harvey, 1986).

Der Mensch ist erstaunlich gut darin, auch sehr kurz präsentierte komplexe Szenen richtig zu erkennen und zu kategorisieren. Die Antwortgüte bei der ultraschnellen Objekterkennung (auf der übergeordneten Ebene) liegt im Schnitt bei über 90 % und die manuellen Reaktionszeiten liegen zwischen 400 und 500 ms (Bacon-Macé, Macé, Fabre-Thorpe, & Thorpe, 2005). In Versuchen, bei denen eine Antwort mit Sakkaden erfolgte, wurden sogar Reaktionszeiten von unter 200 ms erreicht (Kirchner & Thorpe, 2006). Die ultraschnelle Objekterkennung eignet sich daher besonders, um die zeitliche Objektverarbeitung zu untersuchen. Im Elektroenzephalogramm (EEG) können im Ereigniskorrelierten Potential (EKP) bereits nach 150 ms Unterschiede der Amplituden von Ziel- und Nicht-Zielreiz festgestellt werden (Thorpe et al., 1996). Das bedeutet, dass zwei Objektkategorien im Gehirn nach bereits 150 ms voneinander unterschieden werden und dass dieser Prozess höchstwahrscheinlich rein *feedforward* verarbeitet wird (Fabre-Thorpe, Delorme, Marlot, & Thorpe, 2001). Daher wird davon ausgegangen, dass bei der ultraschnellen Objekterkennung hauptsächlich die perzeptuelle Objektverarbeitung stattfindet, im Gegensatz zu Paradigmen, die eine stärkere semantische und lexikale Einordnung erfordern. Durch Manipulation des Reizes, die Änderung des

Hintergrundes oder der Instruktion, welche Ebene kategorisiert werden soll, können semantische Einflüsse untersucht werden (Joubert, Rousselet, Fize, & Fabre-Thorpe, 2007; Rieger et al., 2008; Sun, Simon-Dack, Gordon, & Teder, 2011). Eine Veränderung des Antwortverhaltens (z.B. eine höhere Fehlerrate oder langsamere Reaktionszeiten) können auf unterschiedliche Verarbeitungsprozesse hinweisen. Da keine verbale Antwort gegeben wird, spielt die lexikale Phase der Objektverarbeitung nur eine untergeordnete Rolle.

Auch für die Untersuchung von Schlaganfallpatienten eignet sich dieses Paradigma (Boucart, Moroni, Desprez, Pasquier, & Fabre-Thorpe, 2010). Insbesondere, wenn keine klinisch nachweisbaren Defizite vorliegen, kann die ultraschnelle Objektkategorisierung leichte Funktionseinbußen aufdecken. Diese mögen nicht alltagsrelevant für den Patienten sein, für das Verständnis der Verarbeitungsmechanismen im Gehirn können sie aber äußerst wichtig sein.

## **5.2 Magnetresonanztomografie**

Die Magnetresonanztomografie ist ein bildgebendes Verfahren, bei dem mithilfe starker Magnetfelder Gewebekontraste sichtbar gemacht werden. Es hat in der modernen Medizin und Forschung viele neue Erkenntnisse über die Anatomie und Funktion des Gehirns ermöglicht und dient in der Neurowissenschaft vor allem der Untersuchung funktioneller Korrelate von Hirnaktivierung. Im Folgenden soll eine kurze Beschreibung der Prinzipien der Magnetresonanztomografie erfolgen, die genauen physikalischen Grundlagen können in“(Huettel, Song, & McCarthy, 2004)“, S. 49 ff. nachgelesen werden.

### **5.2.1 Physikalische Grundlagen der Magnetresonanztomografie**

Atomkerne mit ungerader Protonen- und Neutronenzahl besitzen einen Gesamtdrehimpuls um ihre eigene Achse, den Kernspin. Durch diesen Eigendrehimpuls besitzen diese Atomkerne magnetische Eigenschaften. Ein Spin ist, einfach gesagt, ein Drehmoment, wie bei einem Kreisel, wobei sich der Atomkern um seine eigene Achse dreht. Dieses Drehmoment lässt sich durch einen

Richtungsvektor beschreiben. Atome, die einen Spin besitzen, sind durch Magnetfelder und Radiofrequenz-Pulse manipulierbar. Dazu zählt auch Wasserstoff (H), der aus nur einem Proton besteht und zusammen mit Sauerstoff (O) das Molekül Wasser ( $\text{H}_2\text{O}$ ) bildet. Wasser ist das am häufigsten vorkommende Molekül im menschlichen Körper und befindet sich in verschiedenen Konzentrationen in jedem Gewebe (hohe Konzentration im Blut, geringe Konzentration im Knochen). Daher wird Wasser in der Magnetresonanztomografie als Signalträger verwendet. Wird ein starkes statisches Magnetfeld angelegt, richten sich die Spins eines Teils der Protonen, ähnlich wie ein Kompass, entlang dieses Magnetfeldes aus (Längsmagnetisierung). Etwa die Hälfte der ausgelenkten Protonen richtet sich parallel aus (up spin), die andere Hälfte antiparallel (down spin). Da die up-spins einen niedrigeren Energiestatus haben, gibt es einen leichten Überschuss an parallel ausgerichteten Protonen und diese Überschussprotonen generieren das Signal. Mit steigendem Magnetfeld steigt die Anzahl an Überschussprotonen und somit auch die Signalstärke in einem Gewebavolumen. Die Ausrichtung der Protonen entlang des Magnetfeldes ist nicht bei allen Spins identisch. Jeder Spin rotiert entlang seiner eigenen Achse (Präzession) in einer bestimmten Frequenz (Larmorfrequenz). Die verschiedenen Spins präzedieren jedoch nicht in gleicher Phase, sondern sind phasenverschoben. Wenn man nun einen Hochfrequenzpuls der richtigen Frequenz (Larmorfrequenz) schaltet, ändert sich die Präzessionsrichtung entlang des Pulses und die Spins präzedieren für kurze Zeit in Phase (Quermagnetisierung). Die Quermagnetisierung erzeugt das Kernspinsignal, das aufgrund eines freien Induktionsabfalls (engl. free induction decay, FID) schnell abfällt. Nach Abschalten des Hochfrequenzpulses finden zwei Relaxationsprozesse statt. Die erste, schnellere T2-Relaxation (transversale Relaxation) bezeichnet das Dephasieren der Spins. Der zweite, langsamere Relaxationsprozess, die T1-Relaxation (longitudinale Relaxation), beschreibt die Rück-Ausrichtung der Spins an das statische Magnetfeld. In Flüssigkeiten (z.B. Blut) dauert die T1 Relaxation wesentlich länger, als in festem Gewebe (z.B. Fett). Das gleiche gilt bei der T2 Relaxation: Fett besitzt ein kurzes T2 und Wasser besitzt ein langes T2. Jeder Gewebetyp im menschlichen Körper besitzt in Abhängigkeit von der Wasserkonzentration unterschiedliche T1 und T2

Konstanten. Dadurch kommt es gewebespezifisch zu unterschiedlichen Signalintensitäten, die sich in verschiedenen Graustufen darstellen lassen. Abhängig von der Messsequenz, die u.a. Länge, Zeitpunkt und Winkel des Hochfrequenzpulses bestimmt, fließen unterschiedliche Anteile von T1 und T2 Signal in die Messung ein und man erhält sogenannte T1 oder T2 gewichtete Bilder. Bei der T1 Gewichtung können gewebspezifische Unterschiede sehr gut sichtbar gemacht werden, wodurch hochaufgelöste anatomische Bilder entstehen. Flüssigkeiten (z.B. die Cerebrospinalflüssigkeit) erscheint in T1 gewichteten Bildern dunkel und Fett erscheint hell.

Bei der funktionellen Magnetresonanztomografie kommt eine dritte Zeitkonstante zum Tragen: T2\*. Tatsächlich dephasieren die Spins nicht innerhalb der T2 Zeit, sondern viel schneller. Dies liegt statischen magnetischen Inhomogenitäten zugrunde, die die Phasenkohärenz schneller aufheben. Somit nimmt das Signal wesentlich schneller ab, als anhand der T2-Relaxation vermutet. Durch einen Umkehr- Hochfrequenzpuls können die dephasierten Spins wieder rephasiert und somit bleibt das Signal als sogenanntes Echo erhalten (wenn auch abgeschwächt). Dieses erzeugte „Spin-Echo“ holt das zerfallene Signal also wieder zurück und ermöglicht es mit einem Anregungspuls mehrere T2\* Signal-Echos innerhalb der T2 Zeit zu generieren. Dadurch können innerhalb kürzester Zeit mehrere Bilder gemacht werden.

Weiterhin sind Gradienten des magnetischen Feldes eine wichtige Technik bei der Magnetresonanztomografie. Mithilfe dieser Gradienten können räumlich Schichten definiert (Schichtselektionsgradient) und innerhalb dieser Schichten durch die Phasen- und Frequenzkodiergradienten kann das Signal in eine 2D Messmatrix erfasst werden.

### **5.2.2 Schichten, Voxel, Volumen**

Die Bildaufnahme des Gehirns erfolgt schichtweise. Aufgrund der Gradienten kann für jeden Ort innerhalb der Mess-Matrix eine Schicht definiert werden, deren Dicke die räumliche Auflösung der Aufnahme bestimmt. Die Wahl der Schichtdicke hängt

von Messparametern und den physikalischen Grenzen der Methode ab. Innerhalb einer Schicht wird das Bild in Voxel (Pixel+Schichtdicke) eingeteilt. Voxel sind 3-dimensionalen Bildelemente, die jeden Teil des Gehirns abbilden und die Einheit der Messdaten bilden. Die Abbildung des gesamten Gehirns erfolgt also in vielen einzelnen Voxeln. Generell werden in der Wissenschaft für anatomische Daten 1x1x1 mm Voxel und für funktionelle Daten 3x3x3 mm Voxel gemessen. Die Messung von mehreren Schichten, die z.B. das gesamte Gehirn abdecken, wird Volumen genannt (engl. Volume). Mehrere Volumen hintereinander bilden eine Zeitreihe und spiegeln den Gehirnzustand zu verschiedenen Zeitpunkten wieder. Dies ist insbesondere bei der funktionellen Bildgebung wichtig, bei der Aktivitätszustände von Ruhezuständen, oder die Abfolge verschiedener Aktivitätszustände voneinander unterschieden werden.

### **5.3 Funktionelle Magnetresonanztomografie**

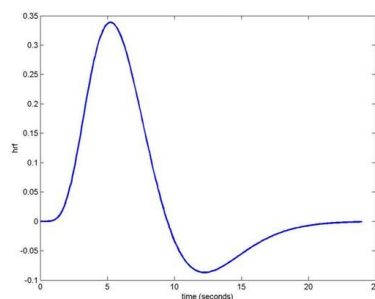
Neben der strukturellen Bildgebung, bei der Gewebestrukturen unterschieden werden, dient die funktionelle Bildgebung der Feststellung von Aktivierungszuständen im Gehirn.

Bei der fMRT wird eine besondere Sequenz verwendet, die Echoplanare Bildgebung (engl. echoplanar imaging, EPI) (Mansfield, 1977). Hierbei handelt es sich um ein Einzelschuss-Verfahren (engl. single shot). Mit einem einzigen Anregungspuls kann eine ganze Bildserie gemessen werden. Das macht diese Bildgebung extrem schnell (etwa alle 100 ms kann ein Bild „geschossen“ werden) und somit für die Messung von funktionellen Korrelaten im Gehirn praktikabel.

Um die Aktivierung im Gehirn zu messen, nutzt man den BOLD-Effekt (engl. Blood Oxygen Level Dependence), der durch das körpereigene „Kontrastmittel“ Blut entsteht (Logothetis & Wandell, 2004). Hirnbereiche die aktiv sind, benötigen mehr Sauerstoff. Der Körper reguliert den erhöhten Sauerstoffbedarf über eine stärkere Durchblutung mittels Dilatation der Gefäße. Dadurch steigt die Sauerstoffkonzentration in aktiven Bereichen an (Überkompensation). Sauerstoff wiederum ist im Blut an das Molekül Hämoglobin gebunden (Oxyhämoglobin) und



wird bei Bedarf freigelassen (Desoxyhämoglobin). Je nach Oxygenierungszustand besitzt das Hämoglobin unterschiedliche magnetische Eigenschaften, die die Magnetisierung der umliegenden Protonen beeinflussen. Oxyhämoglobin ist diamagnetisch und hat keinen Einfluss auf das Magnetfeld. Desoxyhämoglobin dagegen ist paramagnetisch und wirkt sich störend auf das Signal aus. Daher ist das BOLD-Signal im aktivierten, besser durchbluteten Zustand höher als im Ruhezustand und kann durch mathematische Modelle quantifiziert werden. Die Erhöhung des zerebralen Blutflusses durch eine aufgrund eines Reizes ausgelöste Aktivierung geschieht jedoch nicht unmittelbar, sondern mit einer Verzögerung von etwa 2 Sekunden. Der Signalverlauf wird in der hämodynamischen Antwortfunktion beschrieben, die ihr Maximum bei etwa 6 Sekunden hat und nach 16 Sekunden wieder im Ruhezustand ist (Abbildung 5-1). Das zeigt, dass das BOLD-Signal sich sehr langsam entwickelt und somit eine schlechte Zeitauflösung aufweist.



**Abbildung 5-1. Modell der hämodynamischen Antwortfunktion (engl. Hemodynamic response function, HRF) (Worsley & Liao, 2001).**

Um das BOLD-Signal quantifizieren zu können, wird eine modellierte hämodynamische Antwortfunktion (Prädiktor; unabhängige Variable) mit dem tatsächlich gemessenen Signal (abhängige Variable) verglichen. Dafür wird standardmäßig die multiple lineare Regression des Allgemeinen Linearen Modells (ALM) verwendet (Friston et al., 1994; Poline & Brett, 2012). Für jeden Voxel werden Zeitpunkte in der gemessenen Zeitreihe definiert, an denen eine bestimmte Reizdarbietung stattgefunden hat und es wird Start und Ende des Ereignisses (z.B.

ein Stimulus wurde präsentiert) bestimmt. Diese Zeitpunkte werden mit der kanonischen (natürlichen) hämodynamischen Antwortfunktion modelliert (Abbildung 5-1). Alle Reizdarbietungen und deren zeitliche Abfolge werden in einer sogenannten Designmatrix zusammen gefasst. Diese gibt den hypothetisch erwarteten Signalverlauf für jede Reizdarbietung über die gemessene Zeit an. Das ALM ermöglicht es, die Variation des gemessenen Signals mit der erwarteten Antwortfunktion „vorherzusehen“, d.h. das gemessene Signal wird mit der modellierten Antwortfunktion verglichen. Dabei wird der Beta-Wert ermittelt, ein Regressionskoeffizient, der beschreibt wie groß die Übereinstimmung des vorhergesagten Modells (Prädiktor) an dem gemessenen Signal ist. Für jeden Voxel innerhalb der Voxel-Zeitreihe wird ein Beta-Wert berechnet, der die Aktivität des Voxel in einer Bedingung quantifiziert. Je besser die modellierte Antwort den Signalverlauf beschreibt, desto höher ist der Beta-Wert. Ein positiver (negativer) Beta-Wert signalisiert hohe (niedrige) Aktivierung im Vergleich zu der Grundaktivierung (meistens definiert aus der Ruhebedingung, wenn kein Reiz präsentiert wurde).

Für den Nachweis einer bestimmten, einer Aufgabe zugrundeliegender Aktivierung im Gehirn, werden Versuchsbedingungen verwendet, bei denen definierte Versuchsreize präsentiert werden. Um Aktivierung von Nicht-Aktivierung unterscheiden zu können, braucht man mindestens zwei Versuchsbedingungen, z.B. ein Aktivitätsbedingung (z.B. visueller Reiz) und eine Ruhebedingung (z.B. Fixation). Mittels Inferenzstatistik wird getestet, ob sich das Aktivierungsniveau (der Beta-Wert) der beiden Bedingungen in einem Voxel unterscheidet. Hierfür wird mit einem einseitigen t-Test berechnet, ob eine Bedingung höhere Aktivierung erzeugt, als eine zweite Bedingung. Über den Kontrastvektor wird bestimmt, in welche Richtung der t-Test durchgeführt wird (z.B. visueller Reiz > Fixation [1 -1]). Der t-Wert gibt für jeden Voxel an, ob sich die Beta-Werte der beiden Bedingungen signifikant voneinander unterscheiden. Abhängig von dem gewählten p-Wert kann so der statistische Unterschied der beiden Bedingungen als „Aktivierung“ dargestellt werden.

*fMRT spezifische Versuchsdesigns*

Die in der funktionellen Magnetresonanztomografie angewendeten Versuchsdesigns müssen den Anforderungen der Bildaufnahme des Scanners und dem zeitlichen Verlauf des BOLD-Signals genügen. In der vorliegenden Arbeit wurden zwei Versuchs-Designs für die visuelle Reizdarbietung verwendet. Beim *Block-Design* werden die Reize einer Bedingung in Blöcken von mehreren Sekunden präsentiert. Die Blöcke der verschiedenen Versuchsbedingungen wechseln sich mit Ruhe-Intervallen ab, in denen nur ein Fixationskreuz dargeboten wird. Die Ruheintervalle dienen der Erholung des BOLD-Signals nach erhöhter Aktivierung. Mit diesem Design erzielt man ein hohes Signal-zu-Rausch Verhältnis, die Abfolge der Reize ist jedoch für den Probanden ermüdend und vorhersehbar. Es wurde für die Kartierung der visuellen Areale verwendet. Beim „*event-related*“ *Design* (engl. für „Ereignis-zugehörig“) erfolgt die Reizdarbietung der Versuchsbedingungen randomisiert und unvorhersehbar für den Probanden. Dadurch ist die Abfolge der Reize wesentlich näher an dem Design von reinen Verhaltensversuchen. Sogenannte „Null-Ereignisse“ (engl. „Null-Events“), in denen nur der Fixationspunkt dargeboten wird, dienen als Ruhebedingung und ermöglichen die Erholung des BOLD-Signals (Friston, Zarahn, Josephs, Henson, & Dale, 1999). Das „*event-related*“ *Design* wurde für die Hauptexperimente verwendet.

**5.3.1 Kartierung visueller Areale**

Wie in der Einleitung beschrieben, sind einige visuelle Areale und ihre grundlegende Funktion bekannt. Die frühen visuellen Areale (V1-V3) besitzen eine retinotopie Organisation und repräsentieren je einen Gesichtsfeldquadranten ortstreu. Die höheren visuellen Areale besitzen die Eigenschaft, komplexe Stimuli wie Objekte (LOC), Gesichter (FFA) und Landschaften (PPA) zu repräsentieren. Ein solches Vorwissen über bestimmte Gehirnbereiche kann für die genauere Untersuchung weiterer visueller Verarbeitungsprozesse des Gehirns genutzt werden. Die spezifischen Regionen (engl. region of interest, ROI) können anatomisch mithilfe von Landmarken oder funktionell durch die Messung der Hirnaktivierung

nach der Präsentation visueller Stimuli bestimmt werden. In dieser Arbeit wurden die ROIs mittels fMRT bestimmt, indem eine funktionelle Kartierung der visuellen Areale (engl. Mapping) individuell in jedem Probanden durchgeführt worden ist. Der Vorteil einer solchen funktionellen Bestimmung von ROIs ist, dass für jeden Probanden ein funktionelles Korrelat der entsprechenden Region definiert werden kann. Es wird davon ausgegangen, dass damit eine genaue Definition der Areale möglich ist und bei allen Probanden tatsächlich der gleiche Hirnbereich untersucht wird.

### **5.3.2 Abgrenzung der visuellen Areale**

Die Abgrenzung der Areale erfolgt mittels sogenannter Localizer oder Mapping Experimenten. Hier fixiert der Proband einen Punkt, während visuelle Stimuli dargeboten werden, die entsprechende Hirnbereiche aktivieren. Somit werden ROIs mit höherer Aktivierung auf einen bestimmten Stimulus definiert. Die Fixation ist wichtig, damit bei jeder Stimulation identische kortikale Bereiche aktiviert werden. Überwacht wird sie über eine Fixationskontrolle (Eye-Tracking). Beim Meridian und Exzentritäts Mapping werden die Grenzen der frühen visuellen Areale anhand der berechneten Aktivierungsmuster manuell eingezeichnet. Bei den höheren visuellen Arealen (LOC, FFA, PPA) werden alle aktiven Cluster automatisch bestimmt und die Cluster, die in anatomisch relevanten Regionen liegen, als ROI definiert. Das genaue Prozedere ist in den entsprechenden Sektionen der Artikel beschrieben.

Für die Abgrenzung der frühen visuellen Areale war es notwendig eine dreidimensionale Rekonstruktion der Anatomie des Kortex zu erzeugen. Nur in dieser Darstellung ist das spezifische Aktivierungsmuster des Meridian- und Exzentritäts Mappings sichtbar. Dafür wurde erst die normalisierte Anatomie jedes Probanden segmentiert, indem die weiße Substanz markiert wurde. Danach erfolgte die dreidimensionale Rekonstruktion des Kortex und ein sogenanntes „Mesh“ (engl. für „Netz“) wurde erstellt. In einem letzten Schritt wurde das „Mesh“ virtuell aufgeblasen, um den Kortex zu entfalten und eine Darstellung aller Gyri und Sulci an der Oberfläche zu erzeugen (siehe z.B. Abbildung 5-2).

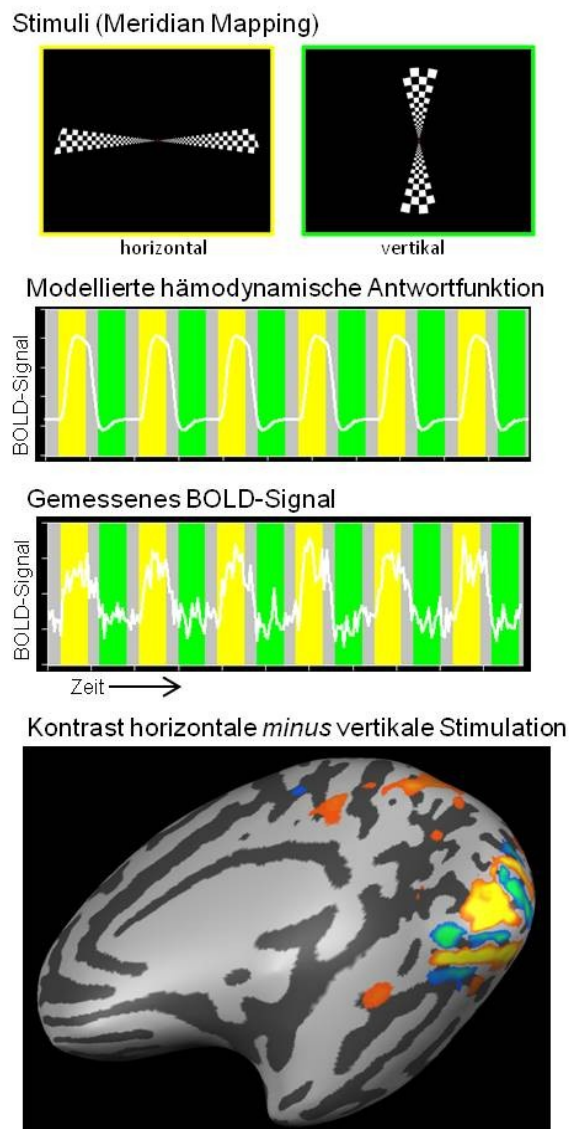


Abbildung 5-2. Vom Stimulus zum Signal - Daten eines Meridian Mapping Experimentes. Die beiden Bedingungen des Stimulus (horizontal, vertikal) werden als Block-Design dargeboten. Die beiden mittleren Abbildungen zeigen die Abfolge der Stimulation über die Zeit. Im oberen Teil ist die hämodynamische Antwortfunktion für den horizontalen Stimulus modelliert. Der untere Teil zeigt für denselben Stimulus das Rohsignal. Nach Berechnung des ALM wird die Differenz zwischen beiden Bedingungen ermittelt und dieser Kontrast farbcodiert auf die anatomischen Daten projiziert (hier ist eine aufgeblasene Rekonstruktion der rechten Hemisphäre dargestellt).

### **Meridian Mapping**

Für die Abgrenzung der frühen visuellen Areale (V1 – V4) werden keilförmige Schachbrettmuster verwendet (Abbildung 5-2). Das Einzeichnen der Areal-Grenzen erfolgt entsprechend der Aktivierungsmuster (Abbildung 5-3) (Horton & Hoyt, 1991a): In V1 beginnt die Repräsentation der Außenwelt mit dem horizontalen Meridian in der Fissura calcarina. Aufgrund der Retinotopie werden nacheinander benachbarte Orte des Gesichtsfeld-Quadranten repräsentiert, bis der vertikale Meridian erreicht ist. An der Grenze des vertikalen Meridians beginnt V2. Diesmal ist die Repräsentation des Quadranten spiegelverkehrt zu der in V1 und beginnt mit dem vertikalen Meridian. Daher ist die V1/V2 Grenze genau in der Mitte der Aktivierung auf den vertikalen Reiz. V2 endet, wenn der horizontale Meridian erreicht ist. V3 verhält sich wiederum wie V1 und repräsentiert zuerst den horizontalen Meridian. Somit ist die V2/V3 Grenze durch die Aktivierung auf den horizontalen Reiz definiert. Ebenso lässt sich auch V4 abgrenzen, wobei es nur ein ventrales Korrelat dieses Areals gibt. Dorsal endet die Abgrenzung der retinotopen Areale mit V3. Das Schachbrettmuster des Reizes flackert mit einer Frequenz von 8 Hertz und aufgrund der hohen Kontrastsensitivität der frühen visuellen Areale werden diese Bereiche maximal aktiviert. Die Größe der Schachbrett-Elemente entspricht dem kortikalen Vergrößerungsfaktor. Alle Elemente sollen die gleiche Kortexoberfläche aktivieren. Da das zentrale Gesichtsfeld überrepräsentiert ist, sind die Elemente in der Nähe der Fovea kleiner als in der Peripherie.

### **Exzentrizitäts Mapping**

Analog zu dem Meridian Mapping werden auch die peripheren Grenzen (Exzentrizitäten) der frühen visuellen Areale definiert. Somit kann die räumliche Position innerhalb eines Areals genau angegeben werden. Hierfür werden Ringe in den verschiedenen Exzentrizitäten dargeboten. Durch die Berechnung von Kontrasten zwischen den Bedingungen werden in jedem Areal die Gesichtsfeldgrenzen definiert. Bei dem in der zweiten Studie beschriebenen Experiment befindet sich der mittlere Ring genau in der Exzentrizität, in der der Reiz des Hauptexperimentes dargeboten wird. Das ermöglicht eine exakte

Bestimmung des Stimulationsortes, während andere Kortextbereiche in der Analyse nicht betrachtet werden.

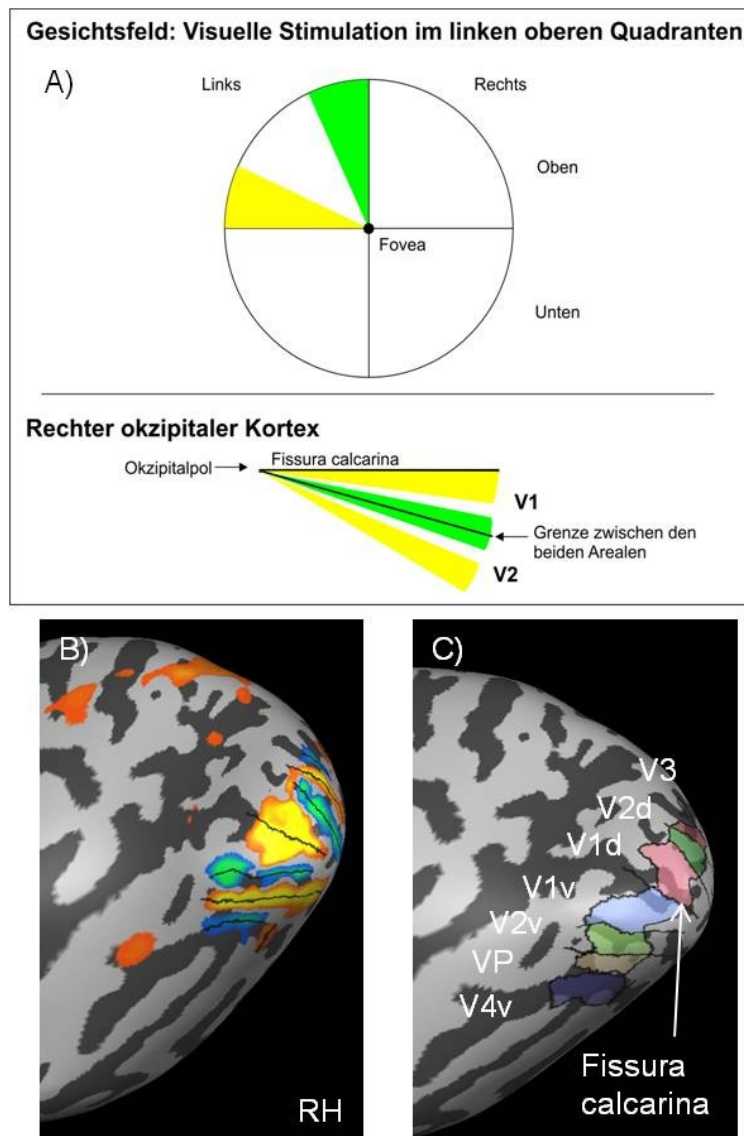


Abbildung 5-3. Abgrenzung der frühen visuellen Areale. A) Der obere linke Gesichtsfeldquadrant ist retinotop im rechten okzipitalen Kortex repräsentiert. B) Aktivierungs-Muster für die Reizung des horizontalen und vertikalen Meridians. Die Grenzen der Areale (schwarze Linien) liegen mittig innerhalb der Aktivierung, die den horizontalen (gelb) und vertikalen (grün) Reiz repräsentiert. C) Abgegrenzte frühe visuelle Areale (als anterior-posterior Grenze wurde die Aktivierung des zweiten Ringes des Exzentrizitäts Mapping verwendet).

### **LOC/FFA/PPA Mapping**

Die Abgrenzung der höheren visuellen Areale erfolgt mit zentral präsentierten Stimuli, die die jeweiligen Areale präferentiell aktivieren (Grill-Spector & Malach, 2004). Um LOC zu aktivieren, werden Bilder von Objekten dargeboten; für die Aktivierung von FFA die Bilder von Gesichtern und für PPA Bilder von Landschaften und Häusern. Außerdem werden „verwürfelte“ Versionen derselben Bilder gezeigt. Diese erhalten dieselben physikalischen Eigenschaften (Luminanz, Farbe) wie die nicht-verwürfelte Version, ihnen fehlt jedoch die Struktur und daher die Bedeutung (Abbildung 5-4). Um die Aktivierung eines bestimmten Areals zu erhalten, werden verschiedene Kontraste berechnet. Standardmäßig wird ein Reiz gegen den „verwürfelten“ Reiz gerechnet (z.B. für Objekte *minus* verwürfelte Objekte). Die so berechnete Aktivierung repräsentiert die spezifische Aktivierung, die aufgrund der Selektivität (auf z.B. Objekte) übrig bleibt. Bei diesem Kontrast bleibt jedoch häufig auch unspezifische Aktivierung übrig, bzw. zeigen Hirnregionen Aktivität, die per Definition nicht zu dem zu bestimmenden Areal (z.B. LOC) gehören. FFA reagiert beispielsweise auch auf Objekte, wenn auch stärker auf Gesichter. Daher wird ein Kontrast gebildet, der die Aktivierung der anderen Bedingungen herausrechnet: Bedingung 1 (doppelt gewichtet) *minus* Bedingung 2 *minus* Bedingung 3 (z.B. 2 x Objekte *minus* Gesichter *minus* Szenen) (Abbildung 5-4).



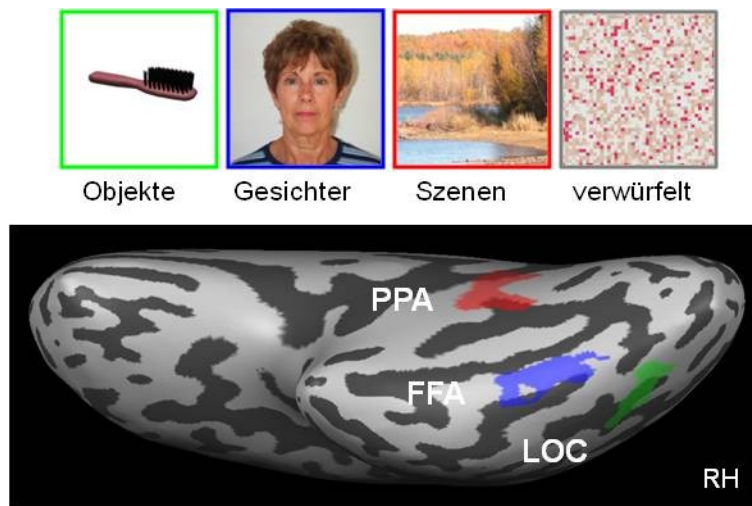


Abbildung 5-4. Die höheren visuellen Areale des ventralen Pfades der rechten Hemisphäre. Grün: LOC (Objekte – Gesichter – Szenen), Blau: FFA (Gesichter – Objekte – Szenen), Rot: PPA (Szenen – Gesichter – Objekte).

## 5.4 fMRT bei Patienten

Mittels fMRT können Änderungen der neuronalen Aktivierung nach einem Schlaganfall gemessen werden und so Rückschlüsse auf veränderte Funktionsweisen, sowie Reorganisationsprozesse gezogen werden. Dennoch muss die Interpretation der funktionellen Ergebnisse hinterfragt werden. Das fMRT Signal entsteht in Abhängigkeit von der Durchblutung. Diese hämodynamische Antwort (engl. hemodynamic response, HR) wird durch die hämodynamische Antwortfunktion (engl. hemodynamic response function, HRF) modelliert und spiegelt im optimalen Fall das Signal sehr gut wieder (Buckner, 1998). Die HRF birgt jedoch zwei Probleme: erstens wurde sie durch einfache visuelle Stimulation und die zeitliche Entwicklung des BOLD-Signals im okzipitalen Kortex bestimmt. Es wird davon ausgegangen, dass jeder andere kortikale Bereich eine identische HR besitzt und somit wird ein Modell der hämodynamischen Antwortfunktion auf alle Voxel angewendet. Zweitens ändert sich die Vaskularität des Gehirns durch normale Alterungsprozesse oder krankhaft bedingte Durchblutungsstörungen (z.B. Schlaganfall), wodurch auch die hämodynamische Antwort verändert sein kann

(Handwerker, Gonzalez-Castillo, D'Esposito, & Bandettini, 2012). Einige Studien konnten zeigen, dass sich die HR und der zerebrale Blutfluss im Alter (D'Esposito, Zarahn, Aguirre, & Rypma, 1999) oder nach einem ischämische Infarkt (Hamzei, Knab, Weiller, & Röther, 2003; Pineiro, Pendlebury, Johansen-Berg, & Matthews, 2002) ändern. Dies führt hauptsächlich zu einem schlechteren Signal-zu-Rausch Verhältnis und kann Fehlinterpretationen des gemessenen Signals zur Folge haben. Dennoch bildet die HRF die Grundlage für die Berechnung des BOLD-Signals. Auch in vielen Patientenstudien wird die Standard HRF verwendet, um veränderte neuronale Prozesse zu untersuchen (Brodthmann, Puce, Darby, & Donnan, 2009; Goebel et al., 2001). Auch in der vorliegenden Arbeit wurde die reguläre HRF genutzt, weil sie trotz aller Vorbehalte zu plausiblen Ergebnissen führt (Kollias, 2004).

## **6. Zusammenfassung und Fazit**

### **6.1 Zusammenfassung der Studien**

Das Ziel der vorliegenden Arbeit bestand darin, die Objekterkennungsleistung und ihre neuronalen Korrelate bei Patienten mit einer Schädigung im okzipito-temporalen Kortex zu untersuchen. Dies erfolgte mittels einer fMRT-Studie, bei der die Patienten visuelle Stimuli passiv betrachten oder diese kategorisieren sollten (Studie 1). Aus dieser Studie erwuchs die Fragestellung, wie die visuelle Objektkategorisierung bei gesunden Menschen erreicht wird. Auf der Verhaltensebene wurde untersucht, wie verschiedene top-down Modifikationen die Objektkategorisierung beeinflussen und wie diese möglicherweise interagieren (Studie 2). Eine Folgestudie wurde durchgeführt, um die neuronalen Mechanismen der Objektkategorisierung im gesunden Gehirn zu erforschen (Studie 3). Letztere wurde jedoch noch nicht endgültig ausgewertet und es wird lediglich der Status quo beschrieben.

### **Funktionelle Modulation des kontralateralen Bias der frühen und objektselektiven visuellen Areale nach einem Schlaganfall in ventralen okzipitalen Kortex**

Die Unfähigkeit, Objekte zu erkennen (Objekt-Agnosie) kann nach bilateralen Schädigungen des ventralen okzipito-temporalen Kortex auftreten. Seltener treten klinisch relevante agnostische Störungen nach unilateralen Läsionen auf. Es stellt sich die Frage, ob Patienten mit einer unilateralen okzipito-temporalen Läsion und ohne manifestes Objekterkennungs-Defizit dennoch in kritischen Testsituationen leichte Einschränkungen der Objektkategorisierung aufweisen und was die neuronalen Korrelate sind. Dies wurde untersucht, indem 13 nicht-agnostische Patienten mit unilateraler Schädigung und 12 hirngesunde Kontrollprobanden eine lateralisierte Objektkategorisierungs-Aufgabe durchgeführt haben: Fotos von natürlichen Szenen wurden entweder rechts oder links eines Fixationspunktes

dargeboten und die Probanden sollten per Tastendruck angeben, ob auf dem Bild ein Tier zu sehen war oder nicht. Die lateralisierte Darbietung der Bilder ermöglicht eine Zuordnung der Präsentationsseite zur Läsionsseite (kontraläsionale versus ipsiläsionale Darbietung).

Mittels funktioneller Kernspintomografie wurde die durchblutungsabhängige neuronale Aktivierung gemessen, um Rückschlüsse auf die neuronalen Prozesse bei der Objektkategorisierung zu treffen. Von den 13 Patienten hatten 8 ein freies visuelles Feld (bis mindestens 10° Exzentrizität) und 5 Patienten zeigten einen teilweisen Gesichtsfeldausfall (inkomplette Hemianopsie oder Quadrantenanopsie). Daher wurden zwei Patientengruppen gebildet. In beiden Gruppen war die Kategorisierungsleistung sowohl kontra- als auch ipsiläsional eingeschränkt. Die Patienten mit Gesichtsfeldausfall zeigten für kontraläsionale Stimuli eine stärkere Einschränkung der Kategorisierungsleistung. Normalerweise ist die neuronale Aktivierung in den visuellen Arealen für kontralaterale Stimulation höher als für ipsilaterale Stimulation (kontralateraler Bias). Eine „Regions-of-Interest“ Analyse der frühen (V1-V4) und objektselektiven (LOC, FFA, PPA) visuellen Areale, die in einem separaten Mapping definiert wurden, ergab, dass in der läsionierten Hemisphäre ein geringerer kontralateraler Bias in den frühen visuellen Arealen und LOC zu finden war. In FFA und PPA war kein kontralateraler Bias nachzuweisen, d.h. die Aktivierung war gleich hoch für kontra- und ipsilaterale Stimulation. Die intakte Hemisphäre wurde normal aktiviert. Die Ergebnisse zeigen, dass strukturell ungeschädigte Bereiche der läsionierten Hemisphäre ein verändertes Aktivierungsmuster aufweisen, was zur Folge hat, dass die Objektkategorisierung in beiden Gesichtsfeldern beeinträchtigt ist. Wir schließen daraus, dass beide Hemisphären für eine vollständig intakte Objektverarbeitung notwendig sind.

### **Ultraschnelle Objektkategorisierung: Effekte von Kategorie-Ebene, Belebtheit und Kontext**

Es ist bekannt, dass für die Objektkategorisierung sowohl bottom-up, als auch top-down Prozesse nötig sind. Wie genau verschiedene top-down Einflüsse interagieren

ist jedoch noch nicht ausreichend untersucht, denn hauptsächlich werden die Prozesse getrennt erforscht. In dieser Studie wurde der Einfluss und die Interaktion von drei top-down Modifikationen auf die ultraschnelle Objektkategorisierung untersucht: der Einfluss der Kategorie-Ebene, der „Belebtheit“ eines Objektes und des Hintergrundes auf dem sich das Objekt befindet. Die Versuchspersonen sollten sehr kurz präsentierter Bilder per Knopfdruck in eine von zwei vorgegebenen Kategorien einordnen (binary forced choice Aufgabe). Der Anteil korrekter Antworten (in Prozent) und die Reaktionszeiten (in ms) wurden aufgezeichnet. Die dargebotenen Objekte konnten belebt (Tiere) oder unbelebt (Fahrzeuge) sein und jedes Objekt wurde auf drei verschiedenen Hintergründen dargeboten (grauer Hintergrund, natürlicher Hintergrund und um 180° gedrehter Hintergrund). Die Kategorisierung erfolgte entsprechend verschiedener Kategorie-Ebenen (übergeordnete Ebene: Tier vs. Fahrzeug; Basis-Ebene: z.B. Hund vs. Katze; untergeordnete Ebene: z.B. Schäferhund vs. Bernhardiner). Die Ergebnisse zeigen, dass die verschiedenen Modifikationen die Kategorisierung beeinflussen und dass diese Prozesse stark interagieren. Am besten und schnellsten war die Kategorisierung auf der übergeordneten Ebene, gefolgt von der Basis- und untergeordneten Ebene. Dies zeigt, dass für die ultraschnelle Objektkategorisierung kein Vorteil der Basis-Ebene auftritt. Der Vorteil für die Basis Ebene wurde in einigen Studien gezeigt, weswegen diese Ebene häufig als „Eingangsebene“ bezeichnet wurde. Auf der Basis-Ebene war die Kategorisierung von Fahrzeugen schneller und besser als von Tieren. Umgekehrt wurden auf der untergeordneten Ebene die Tiere schneller als die Fahrzeuge kategorisiert. Objekte auf einem grauen Hintergrund wurden besser kategorisiert als Objekte auf einem natürlichen Hintergrund. Die Orientierung des Hintergrundes (aufrecht oder um 180° gedreht) ergab keinen signifikanten Unterschied. Es zeigt sich, dass die Kategorisierungsleistung kritisch von dem Zusammenspiel der einzelnen Faktoren abhängt. Es scheint somit äußerst wichtig zu sein, einen einzelnen Faktor immer im Hinblick auf andere top-down Prozesse zu betrachten. Insbesondere scheint der Einfluss der Kategorie-Ebene (oder der Genauigkeit der relevanten Information, die zur Kategorisierung des Objektes benötigt wird) kritisch von der Objektkategorie

(hier belebt versus unbelebt) abzuhängen. Welche neuronalen Prozesse daran beteiligt sind bleibt an dieser Stelle allerdings offen und soll in Studie 3 weiter untersucht werden.

### **Studie 3: Neuronale Korrelate ultraschneller Objekterkennung bei gesunden Probanden**

Anschließend an die zweite Studie, in der der Einfluss von top-down Modifikationen auf die Objektkategorisierungsleistung des gesunden Menschen untersucht wurde, wurde eine fMRT Studie durchgeführt. Diese sollte klären, welche neuronalen Mechanismen der Objektkategorisierung unter verschiedenen top-down Bedingungen zugrunde liegen. Eine endgültige Auswertung der Ergebnisse steht noch aus.

## **6.2 Fazit**

Die vorliegende Arbeit hat gezeigt, dass die Objektkategorisierung nach einer unilateralen Hirnschädigung im temporalen Kortex eingeschränkt sein kann. Das neuronale Korrelat ist vornehmlich in der geschädigten Hemisphäre zu finden, wobei die intakte Hemisphäre normal zu arbeiten scheint.

Offen bleibt, ob das Objektkategorisierungsdefizit bei Patienten mit unilateralen Schädigungen des okzipito-temporalen Kortex auch bei anderen Objektwahrnehmungsaufgaben bestätigt werden kann, oder ob es insbesondere in Situationen auftritt, bei denen sehr schnelle Bildverarbeitung nötig ist (wie in der ultraschnellen Objektkategorisierung). Die hier gezeigte Einschränkung der Objektwahrnehmung ist offenbar nicht alltagsrelevant und in klinischen Untersuchungen nicht nachweisbar. Dennoch geben die Resultate einen Einblick, wie sich das visuelle System nach einer Schädigung durch einen Schlaganfall verändert und dass auch unilaterale Läsionen des okzipito-temporalen Kortex einen Einfluss auf die Verarbeitung der Objektkategorisierung haben. Es wurden keine Hinweise auf eine Kompensation durch die intakte Hemisphäre gefunden. Es wäre interessant zu untersuchen, ob Patienten mit unilateralen parieto-okzipitalen

Läsionen (dorsaler visueller Verarbeitungspfad) ähnliche Einschränkungen der Objektwahrnehmung zeigen. Diese Hirnbereiche werden mit der Interaktion (z.B. Greifen) von Objekten assoziiert und Schäden dort sollten die reine Objektwahrnehmung nicht verändern.

Im gesunden System ist die Objektkategorisierungsleistung von verschiedenen top-down Faktoren abhängig und kann durch diese beeinflusst werden. Die fMRT Studie soll zeigen, ob den top-down Einflüssen unterschiedliche neuronale Prozesse zugrunde liegen und welche diese sind. Bei der Objektkategorisierung scheint die Wahl der Stimuli und der Aufgabe besonders kritisch zu sein. Allein die Ebene, auf der ein Objekt kategorisiert wird, kann zu unterschiedlichen Ergebnissen für andere Faktoren (z.B. Belebtheit des Objektes) führen. Dies spricht für unterschiedliche Verarbeitungswege im Gehirn, muss jedoch beim Studiendesign berücksichtigt werden. In der aktuellen Literatur sind diese Prozesse bislang zu wenig untersucht und klare Standards für Stimuli existieren nicht. Wir konnten beispielsweise keinen Unterschied für die Kategorisierung eines Objektes auf einem aufrechten oder um 180° gedrehten Hintergrund finden. Dieses Ergebnis war überraschend und nicht im Einklang mit der Literatur. Es zeigt, dass ein Hintergrund, dessen globale physikalische Eigenschaften identisch sind und sich allein durch lokale physikalische Eigenschaften unterscheiden (z.B. richtig herum versus 180° rotiert), keinen Einfluss auf die Kategorisierung eines Objektes hat. Anders verhält es sich mit dem semantischen Einfluss von Hintergrundinformation. Semantisch veränderte Hintergründe unterscheiden sich inhärent in ihren globalen physikalischen Eigenschaften (z.B. Elefant in Hintergrund „Savanne“ oder Elefant in Hintergrund „Stadt“). Dies würde andersherum bedeuten, dass semantisch identische Hintergründe ähnliche physikalische Eigenschaften besitzen und die Objektkategorisierung auf gleiche Weise beeinflussen. Eine systematische Untersuchung, welche physikalischen Eigenschaften der Hintergrundinformation (lokal versus global) kritisch für das zu kategorisierende Objekt sind, könnte weitere Einblicke in die komplexe Objektverarbeitung liefern.





---

# Manuskripte

*" ... die unbeschreibliche Komplexität der Struktur der grauen Substanz ist so vertrackt, dass sie der hartnäckigen Neugier von Forschern trotzt und noch viele Jahrhunderte trotzen wird."*

Santiago Ramón y Cajal

## 7. Functional modulation of contralateral bias in early and object-selective areas after stroke of the occipital ventral cortices

Praß M, Grimsen C, Fahle M  
(submitted to Journal of Cognitive Neuroscience)  
Functional modulation of contralateral bias in early  
and object-selective areas after stroke of the  
occipital ventral cortices

### Abstract

Object agnosia is a rare symptom, occurring mainly after bilateral damage of the ventral visual cortex. Most patients suffering from unilateral ventral lesions are clinically non-agnostic. Here, we studied the effect of unilateral occipito-temporal lesions on object categorization and its underlying neural correlates in visual areas. Thirteen non-agnostic stroke patients and twelve control subjects performed a rapid event-related object categorization task in the fMRI scanner, with images presented to the left or right of a fixation point. Eight patients had intact central visual fields within at least 10° eccentricity while five patients showed an incomplete hemianopia. Object categorization was impaired bilaterally in both patient groups: patients made more errors than controls for both contra- and ipsilesional presentation. We defined early visual (V1 – V4) and object-selective areas (Lateral Occipital Complex, LOC; Fusiform Face Area FFA; and parahippocampal place area, PPA) individually in a separate mapping session. Activity in cortical visual areas is usually higher for contralaterally than for ipsilaterally presented stimuli (contralateral bias). A region of interest analysis revealed a reduced contralateral bias in early visual areas and LOC and no contralateral bias in FFA and PPA of the *lesioned hemisphere* of patients. This finding strongly indicates disturbed object processing in the *lesioned hemisphere*, which affects processing in both visual hemifields. In summary, unilateral occipito-temporal damage affects processing in both visual hemifields in clinically non-agnostic patients, leading to a reduced contralateral bias in the lesioned hemisphere. Both hemispheres seem to be necessary for intact object processing.

## 7.1 Introduction

Visual object agnosia describes the inability to recognize visually presented objects and occurs mostly as a consequence of bilateral damage to secondary visual areas (Goodale et al., 1991; Karnath et al., 2009; Valdés-Sosa et al., 2011), although cases of visual agnosia (e.g. prosopagnosia) have been observed even after unilateral cortical lesions (Barton, 2008; Konen, Behrmann, Nishimura, & Kastner, 2011; Landis, Cummings, Christen, Bogen, & Imhof, 1986).

Generally, unilateral lesions of occipito-temporal cortex do not cause major object recognition deficits. However, damage to brain areas within the ventral stream may cause disruption of object processing networks and, due to such damage, remote cortical areas may be functionally affected despite being structurally intact (Gratton, Nomura, Perez, & D'Esposito, 2012), a phenomenon referred to as diaschisis (Brodthmann, Puce, Darby, & Donnan, 2007; Price, Warburton, Moore, Frackowiak, & Friston, 2001). From this it follows that damage to parts of the ventral processing stream could affect object processing capacities, and hence cause at least subtle object recognition deficits (Martinaud et al., 2012). Otherwise, intact areas have to compensate by means of reorganization processes (Léonard, de Partz, Grandin, & Pillon, 2009; Nelles et al., 2002; Tsapkini, Vindiola, & Rapp, 2011).

Object agnosia is commonly tested using bedside cognitive tests, such as naming objects, asking for semantic information about objects, and drawing objects (Greene, 2005). These tests predominantly unveil major deficits of object perception. To evaluate more subtle object recognition deficits, we used a task, which differs from conventional clinical tasks in several ways: presentation is lateralized (instead of foveal), presentation time is brief (instead of unlimited presentation time), responses are given by button press (instead of verbal response) and stimuli consist of pictures of natural scenes (instead of line drawings). This procedure provides a behavioral measurement sensitive to visual field side (contralesional vs. ipsilesional), demanding in terms of processing speed, and independent of lexical processing.

In normal visual processing, a lateralized stimulus should evoke higher neural activation in the contralateral hemisphere (contralateral bias). A changed contralateral bias thus reflects altered processing. It is well known that early visual cortex (striate and extrastriate visual areas V1, V2, V3, VP and V4v) contains a retinotopic representation of the contralateral visual hemifield (e.g. Horton & Hoyt, 1991b). Thus, stimulation of one visual hemifield elicits higher activation in the contralateral than ipsilateral hemisphere and damage to early visual cortex may cause visual field defects. Higher visual object processing areas, such as the lateral occipital complex (LOC), fusiform face area (FFA) and parahippocampal place area (PPA), also show a preference for the contralateral visual hemifield during lateralized presentation of stimuli, although this preference is less pronounced than in the early visual cortex. This contralateral bias in higher visual object processing areas has been shown in electrophysiological (de Op Beeck, B  tse, Wagemans, Sunaert, & van Hecke, 2000; Sato, 1989) and functional magnetic resonance imaging (fMRI) studies in healthy populations (Hemond et al., 2007; Large, Culham, Kuchinad, Aldcroft, & Vilis, 2008; McKyton & Zohary, 2007; Niemeier et al., 2005; Sayres & Grill-Spector, 2008). After stroke, neural activity in object processing areas may be altered, possibly affecting contralateral bias. Here, we use contralateral bias as an indicator of altered brain dynamics in distinct object processing brain areas of stroke patients.

We sought to investigate permanent effects of cortical damage on object perception, meaning that reorganization processes should no longer play a role. The study was driven by two main questions: 1) Do chronic clinically non-agnostic patients show impaired performance in a lateralized object categorization task? 2) Are there activation patterns in object related cortical areas correlated to intact versus deficient performance, and is the processing in early visual areas intact?

A group of non-agnostic chronic stroke patients with unilateral lesions to the occipito-temporal cortex and a group of healthy controls performed a rapid object categorization task in the MRI scanner. Natural scenes that either did or did not contain an animal (yes/no task) were presented left or right of a central fixation

point. This set-up allowed us to relate presentation side and performance to the lesioned and intact hemisphere. The task is sensitive in terms of processing speed and performance of healthy controls is usually very good (Thorpe et al., 1996). However, the task is sufficiently demanding due to limited processing time that it may allow for the detection of impaired performance in patients suffering from subtle object categorization deficits. To investigate the neural activation pattern in patients we used a regions-of-interest (ROI) approach. ROIs of early and object-selective visual cortex were functionally defined in a separate localizer scan, providing functional homologues of primary and object processing visual areas in structurally intact tissue, both in the lesioned and intact hemisphere.

We hypothesized that patients would show impaired object categorization performance for contralesionally presented images. This would be accompanied by smaller activation for contralesional stimuli, in both hemispheres (because of transcallosal connections). Since we expect normal activation to ipsilesional stimuli, a reduced contralateral bias was expected in the lesioned hemisphere: that is, we expected less activation to contralesional stimuli, but normal activation to ipsilesional stimuli. Correspondingly, we expected the intact hemisphere might show an elevated contralateral bias. If patients were not impaired in object categorization, we expected neural compensation processes, such as higher activation in the intact hemisphere for contralesional stimulus presentation.

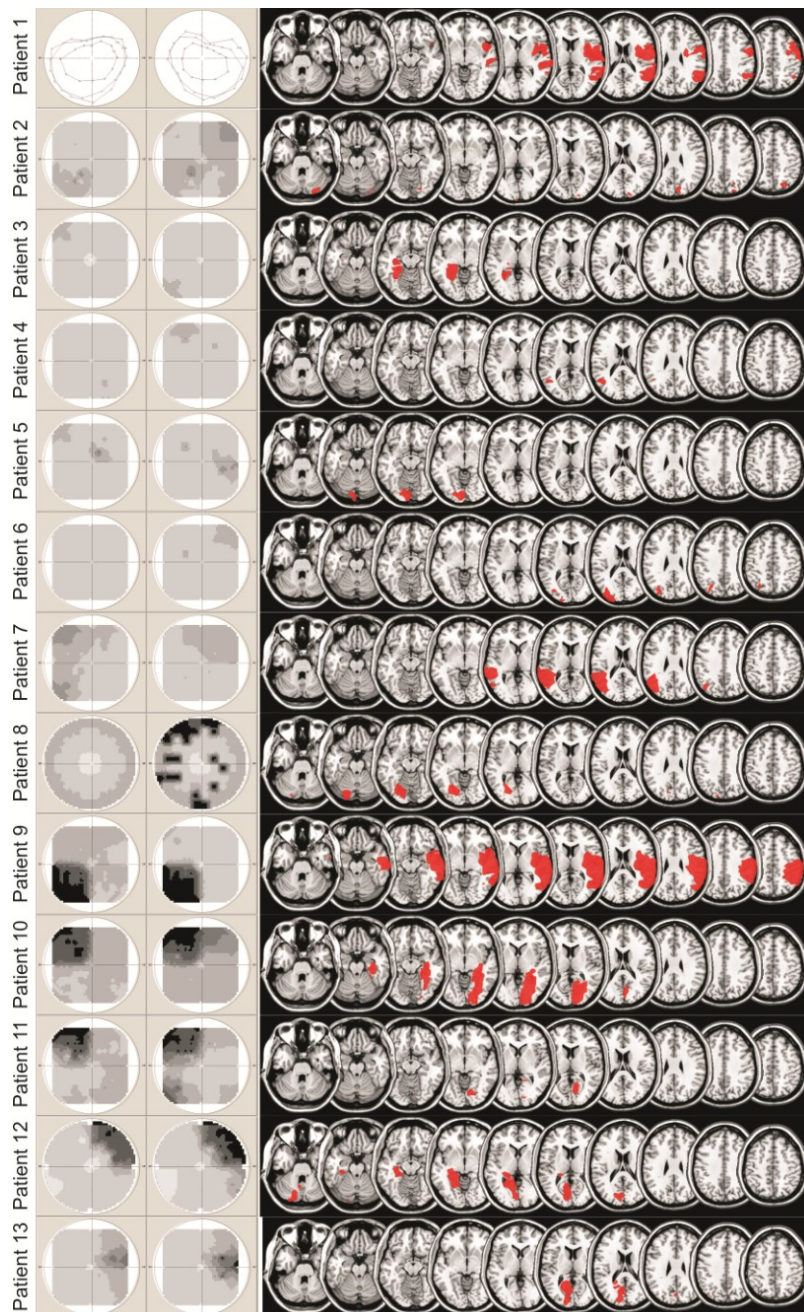
In summary, we investigated the influence of unilaterally damaged object processing networks on object categorization with images presented in both visual hemifields. We test whether the intact hemisphere is sufficient for fully intact object processing. Last but not least, activation changes after damage to brain areas within the object processing network may shed light on the general function of the ventral visual stream.

---

## 7.2 Methods

### 7.2.1 Subjects

Fourteen chronic stroke patients with unilateral damage to the occipito-temporal cortex (age range: 46 – 74 years, mean age:  $59 \pm 10$  years) and 12 healthy controls (age range: 40 – 71 years, mean age:  $58 \pm 11$  years) participated in this study. One patient who suffered from a quadrantanopia was unable to see the stimuli in the contralesional hemifield and was excluded from analysis. The remaining 13 patients were at minimum three months poststroke (range: 3 months – 3 years; mean:  $1.5 \pm 1.2$  years). Inclusion criteria for patients were 1) unilateral stroke to the occipital and/or temporal cortex (lesions additionally extending to the parietal cortex were also included), 2) no clinically observable agnosia as proven by neuropsychological tests such as the Fragmented Picture Test, Rey-Osterrieth Complex Figure Test, object naming, and subjective object recognition deficits (Table 7-1), and 3) no hemianopia. Patients with quadrantanopia or incomplete hemianopia were included (Figure 7-1). Analyses revealed that despite being able to see and react to the lateralized stimuli, response patterns of patients with visual field defects differed from patients with intact visual fields. Therefore, we treated these patients groups separately: patients with *intact visual field* (iVF) and patients with *defective visual field* (dVF). Eight Patients had intact central visual fields (within  $10^\circ$ ) while five patients showed scotomas (quadrantanopia or incomplete hemianopia). Exclusion criteria were cognitive impairments such as dementia, neglect, ophthalmological disorders such as glaucoma or macular degeneration and severe neurological or psychiatric disorders. All subjects had normal or corrected-to-normal visual acuity. Two patients showed very small additional lesions contralateral to the main lesion (Patient 1: frontal left, Patient 2: occipital left). Nevertheless, they were treated as unilaterally lesioned patients. Three patients suffered additionally from cerebellar infarction (Patient 2, 8 and 12). All subjects gave informed written consent in accordance with procedures approved by the local ethical committee of the University of Bremen, Germany.



**Figure 7-1. Visual fields and lesion localization of all patients. Patients 1 – 8 have intact visual fields within 10° (patient 8 has several scotomas in his right eye, which are not related to his brain lesion), patients 9 – 13 show visual field defects (quadrantanopia or incomplete hemianopia). For all patients, except patient 1 and 8, perimetry of the 10° visual field was obtained. For patient 1 kinetic perimetry and for patient 8 static perimetry of the 30° visual field was conducted.**

Table 7-1. Neuropsychological and Ophthalmological Test Results of Patients

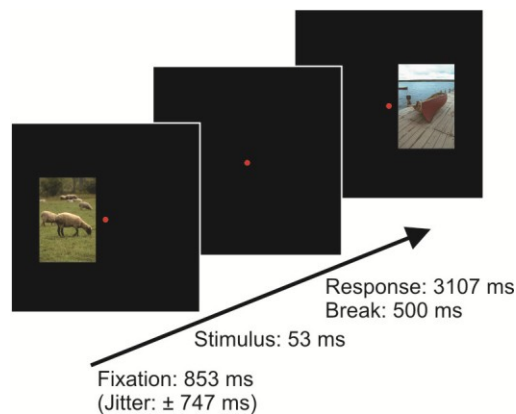
Patients	Age (years)	Lesion side	Visual field (10°)	ROCF (%)	FBT (score)	Naming	Prosop- agnosia	Neglect	Form Dis <i>il/cl</i>	Posner (RT) <i>il/cl</i>	Object cat (RT) <i>il/cl</i>	Object cat (%) <i>il/cl</i>	
Intact visual field	1	59	right	intact	69	28	2/2	no	3/3	-0.4/-0.2	<b>391/511</b>	773/799	<b>91/90</b>
	2	51	right	intact	100	28	1/2	no	3/3	-0.1/0.4	321/338	820/ <b>856</b>	<b>91/84</b>
	3	67	left	intact	98	30	1/2	no	3/3	-0.8/-1	327/ <b>390</b>	<b>836/883</b>	94/ <b>90</b>
	4	73	left	intact	62	24	2/2	no	3/3	1.4/1	314/321	777/773	<b>84/87</b>
	5	74	left	intact	95	30	2/2	no	3/3	-1.3/0.4	384/401	<b>873/876</b>	<b>83/80</b>
	6	49	left	intact	23	26	2/2	no	3/3	-1.5/-0.5	251/223	650/669	99/97
	7	56	left	intact	21	32	1/2	no	3/3	<b>2.3/2.7</b>	<b>399/511</b>	687/653	<b>93/94</b>
	8	53	left	intact	missing	missing	2/2	no	3/3	missing	missing	733/700	<b>87/86</b>
Visual field defect	9	49	right	QA	24	28	2/2	no	3/3	missing	missing	<b>896/1020</b>	<b>91/76</b>
	10	71	right	QA	35	26	2/2	no	2/3	1.1/1	336/317	<b>833/916</b>	<b>89/75</b>
	11	75	right	QA	98	29	2/2	unclear	3/3	missing	250/241	733/ <b>956</b>	96/ <b>85</b>
	12	63	left	QA	100	31	2/2	no	3/3	-0.2/-0.7	286/299	679/706	<b>91/85</b>
	13	46	left	incl. HA	58	36	2/2	no	3/3	<b>4.1/3.1</b>	308/296	643/733	<b>92/72</b>

Performance was compared with age matched normative data and was considered impaired if the score was 2 SD over the mean of the normative group (bold letters). "ROCF": impaired if percentile was 16 or below; "Naming": naming of two presented objects (correctly named objects/presented objects). "Prosopagnosia": patients were asked if they subjectively observed any difficulties in recognizing familiar faces. "Neglect": line bisection, item cancellation and clock drawing were performed (number of unimpaired tests/total tests); "Form Dis": standard-normalized discrimination threshold of simple forms in ipsi-/contralesional visual field (impaired if value > 2); "Posner": reaction times to ipsi-/contralesional valid cued target; "Object cat": individual performance level for the categorization task (ipsi-/contralesional presentation); normative group RT = 722 ±52 msec; percentage correct = 96 ±2. ROCF = Rey-Osterrieth Complex Figure; FBT = Fragmented Picture Test; QA = Quadrantanopia; HA = Hemianopia; incl. = incomplete.



### 7.2.2 Stimuli

Stimuli consisted of natural images, which were taken from the Corel Photo Library and provided by Simon Thorpe, Brain and Cognition Research Center, Toulouse, France (see Thorpe et al. 1996). Half of the images contained animals in their natural environment such as mammals, birds and fish, the other half contained non-animal objects such as landscapes, buildings and flowers. The animals were mostly presented in close-up view, in order to enable easy recognition. Image size was  $8^\circ \times 11^\circ$  of visual angle and we presented all images parafoveally ( $2.9^\circ$  of visual angle) to the left or right of a central fixation point (Figure 7-2). Each image was presented twice, once to the left and once to the right visual field. Thus, for patients each image was presented both ipsi- and contralesionally. Subjects were instructed to respond as quickly and accurately as possible to animal pictures with a left hand button press and to a non-animal image with a right hand button press (or vice versa, counterbalanced across subjects). The response was given irrespective of the presentation side of the image.



**Figure 7-2.** Illustration of stimulus sequence. Images were presented left or right to a central fixation point. Responses were given as quickly and accurately as possible to the categories “animal” and “non-animal”, irrespective of presentation side.

Stimuli were presented by a JVC projector (DLA-G15E; 1280 x 1024 pixel, 35.3 x 28.2 cm, 75.0 Hz) on a screen that was positioned within the bore of the scanner, with an eye-to-monitor distance of 50 cm. Subjects laid in the scanner in a dark

environment and looked at the stimuli via a mirror fixated to the head coil. They had MRI compatible computer mice in each hand to give responses. Stimulus presentation and response recordings were achieved by in-house software, using C++ with OpenGL.

### **7.2.3 Scanning**

#### *General*

For scanning we used a 3T head-only Siemens Allegra MRI machine with a transmit/receive head coil. Subjects participated in two scanning sessions on two separate days. In the first session they performed three functional localizer runs and two 1x1x1 mm T1-weighted anatomical scans. One anatomical scan was recorded prior and the other after the localizer scans. Data of the two T1-weighted anatomical measurements were averaged in order to achieve high resolution structural data.

In the second session we conducted two functional experimental runs. A T1-weighted anatomical scan was performed at the beginning of the session. Additionally, a FLAIR image was collected for each subject to localize the chronic lesion in patients and to check for structural abnormalities in controls (TR = 9000, TE = 103, flip angle = 180°, acquisition matrix = 312 x 384, slice thickness 5 mm, 28 slices).

Functional images were acquired using an ascending interleaved echo-planar imaging (EPI) sequence (time points per series = 230 (localizer) and 466 (experimental runs), TR = 1500 ms, TE = 30 ms, flip angle = 73°, acquisition matrix = 64 x 64, 3 x 3 x 3 mm voxels, 26 slices). Prior to the functional runs, we measured eight volumes of a whole head EPI (64 slices to guarantee better coregistration of structural and functional images). Structural images were measured with a 3-D T1-weighted sequence (MP-RAGE, TR = 2300, TE = 4.38, flip angle = 8°, acquisition matrix = 256 x 256, slice thickness 1mm, 176 sagittal slices).

---

*Localizer Runs*

We performed localizer runs to delineate regions of interest of early and object-selective visual cortical areas.

*The early visual areas* were delineated using standard meridian and eccentricity mapping procedures (Grill-Spector 1998 #71 Hasson, Harel, Levy, & Malach, 2003; Hasson, Levy, Behrmann, Hendler, & Malach, 2002). The representations of the horizontal and vertical meridian were mapped using static horizontal and vertical checkerboard wedges with 4 Hz counter-phase contrast polarity. Horizontal wedges had a width of 15° and vertical wedges of 30° in polar angle. Stimulus presentation consisted of six blocks of 18 seconds, with each block followed by a nine seconds rest condition. For eccentricity representations we used three static checkerboard rings of different eccentricities: central ring (0.5° inner and 2° outer diameter), middle ring (2.2° inner and 8.8° outer diameter) and peripheral ring (9° inner and 10.5° outer diameter). The size and location of the middle ring represented the stimulus size from the main experiment, revealing the exact cortical representation of the stimulus in the main experiments. Each ring was presented in four 18 sec blocks. Half of the stimuli consisted of black and white checkerboard squares and the other half was blue and yellow. The size of the checkerboard squares compensated for the cortical magnification factor. A fixation point was presented at the center of the screen. Alternating letters and numbers occurred within the fixation point and subjects were instructed to covertly count the numbers. This was to maintain subjects' attention to the fixation point.

*The object localizer run* consisted of blocks of fixation, intact objects, intact faces, intact scenes and scrambled version of these images. Each image was presented for 500 msec and a stimulus block lasted for 18 seconds, followed by a nine second fixation block. The run included three repetitions of each stimulus condition. A red fixation point was at the screen permanently.

Subjects were instructed to keep stable fixation throughout all runs. We controlled fixation by an eye tracking system, using a camera that recorded the left eye

indirectly via the mirror above the subjects' head, and the software IScan (Raw Eye Movement Data Acquisition Software for Windows XP (DQW1\_10 Version 1.10P)) for data acquisition. To achieve calibration of the eye-tracking signal, the fixation point moved 5° of visual angle to the left and right, respectively, at the beginning of the run (12 seconds), and subjects made saccades towards the displaced fixation point. In-house software provided the stimulus presentation, using C++ with OpenGL. Each localizer run lasted six minutes.

### *Experimental Runs*

We conducted two experimental runs in a separate session with a total of 120 stimuli per run. Thirty animal images and 30 non-animal images were shown, each presented twice, once to the left and once to the right of the fixation point. Stimuli were displayed in a rapid event-related design with each trial lasting 4.5 seconds on average. A trial started with 853 msec ( $\pm 747$  msec jitter) of fixation, followed by the stimulus presentation for 53 msec, the response time for 3107 msec and a break of 500 msec. Each run started with an eye-tracking calibration (see above) and 3000 msec of fixation time. Thirty null-events, applied in a randomized trial sequence ( $4507 \pm 747$  msec), increased the spacing between stimulus trials (Burock, Buckner, Woldorff, Rosen, & Dale, 1998; Busse & Woldorff, 2003). Subjects responded with MRI compatible computer mice in the left and right hand.

#### **7.2.4 Analysis of Behavioral Data**

Percent correct responses and median reaction times of correct responses were calculated and analyzed statistically (analysis of variance (ANOVA) and t-tests). We collapsed responses to stimuli presented in the left and right visual field across controls and compared them to patients' data. In patients, stimulus presentation refers to either contralesional or else ipsilesional presentation side.

#### **7.2.5 Analysis of Imaging Data**

We analyzed imaging data using Brainvoyager QX (version 2.2). For averaging two T1-weighted anatomical datasets of the localizer session, the Statistical Parametric

Map software (SPM5, Wellcome Department of Cognitive Neurology, London) was applied.

### *Preprocessing*

For functional images slice scan time correction (sinc interpolation), high-pass filtering (GLM with Fourier basis set, 4 cycles/second for localizer run and 5 cycles/second for experimental runs), 3D motion correction (sinc interpolation), and intra-session alignment (reference volume was the first volume of the first run) was applied. EPIs of the experimental runs were spatially smoothed, using a 4-mm full-width half-minimum kernel. We coregistered the T1-weighted images with the whole brain EPI (64 slices, 5 volumes) that was measured prior to the functional runs. These coordinates were applied for coregistration of anatomical data and functional experimental runs. If movement between runs was more than two millimeters in one axis, we coregistered that run individually. The high resolution T1-weighted images of the localizer session were aligned with the T1-weighted image of the experimental session (vmr-vmr coregistration). Normalization was conducted according to the Talairach coordinate system (Talairach, Tournoux, & Rayport, 1997).

### *Regions of Interest (ROIs)*

*The early visual areas* A contrast between horizontal and vertical stimulus presentation allowed to calculate the borders of the early visual areas and to plot them on an inflated three-dimensional cortical reconstruction mesh. The meridian representations served to specify the borders between early visual areas V1, V2v, V2d, V3, VP, and V4v (for detailed description see DeYoe et al., 1996). We draw the border manually along the maximum of each activation band. To achieve the representation of the middle ring's eccentricity the following contrast was calculated: middle ring *minus* central ring *minus* peripheral ring (balanced). The obtained activity band of the middle ring was bordered manually. Those regions within each area that represent the middle ring defined the regions of interest. In the

lesioned hemisphere of some patients with visual field defects no clear border of either the meridian or the ring representation could be estimated. In that case, we interpolated the borders in order to achieve homologues of the visual areas. Table 7-2 illustrates the mean voxel number of each ROI clusters in patients and controls.

*The object-selective areas.* In each hemisphere we defined three object-selective ROIs, using data from the object localizer runs: the lateral occipital complex (LOC), fusiform face area (FFA) and parahippocampal place area (PPA). The procedure of ROI delineation was as follows: ROIs were defined as those voxels that showed significantly higher activation for one condition over the other two conditions (e.g. objects-scenes-faces; balanced) at a p-value of 0.01 uncorrected. Clusters of a minimum size of 100 voxel were converted into ROIs, and if these clusters were located in the occipital or temporal cortex they were used as ROIs in further analysis (clusters in anatomically distant regions, such as frontal or parietal cortex, were neglected). If it was impossible to define ROIs at  $p = 0.01$ , the threshold was lowered to 0.05 uncorrected. If no voxel cluster could be defined at this threshold, we calculated a different contrast (objects-scrambled; faces-scrambled; scenes-scrambled; p-value 0.01 uncorrected) and clusters of 100 voxels were converted into ROIs. Table 7-2 shows the mean voxel counts for controls and patients.

#### *fMRI Data: ROI Analysis of the main experiment*

We conducted a region of interest analysis for the experimental data. Betas were calculated by running a multi-subject general linear model (GLM) and averaging data from all voxels within the individually defined ROIs. The design matrix modeled each event by applying a hemodynamic response function, corresponding to the onset of the stimulus. Time points without an event defined the rest. The event-related time course of the BOLD-Signal was normalized by z-transformation and baseline corrected. We averaged betas of animal and non-animal conditions in order to obtain signals for left and right visual field presentation irrespective of category. In controls, data from both hemispheres did not significantly differ and were thus collapsed for all ROIs (see results section for more details). In patients,

data were divided into ROIs of the lesioned versus intact hemisphere. The proportion of the contralateral bias is indicated as the difference between activity for contra- and ipsilateral stimulation (bias = contralateral *minus* ipsilateral stimulation).

**Table 7-2. Mean Voxel Cluster Size of Regions of Interest for Controls and Patients.**

ROI	Voxel Cluster Size											
	Controls (n=12)				Patients iVF (n=8)				Patients dVF (n=5)			
	left		right		ipsilesional		contralesional		ipsilesional		contralesional	
	(mean $\pm$ SD)		(mean $\pm$ SD)		(mean $\pm$ SD)		(mean $\pm$ SD)		(mean $\pm$ SD)		(mean $\pm$ SD)	
<b>V1d</b>	<b>1675</b>	$\pm 449$	<b>1394</b>	$\pm 337$	1970	$\pm 735$	1875	$\pm 772$	<b>2001</b>	$\pm 734$	1662	$\pm 451$
<b>V1v</b>	<b>1530</b>	$\pm 255$	<b>1325</b>	$\pm 271$	1590	$\pm 403$	1705	$\pm 765$	<b>1191</b>	$\pm 353$	1519	$\pm 435$
<b>V2d</b>	1566	$\pm 643$	1250	$\pm 494$	1724	$\pm 572$	1440	$\pm 534$	1543	$\pm 506$	1632	$\pm 1242$
<b>V2v</b>	1412	$\pm 464$	1422	$\pm 195$	1515	$\pm 510$	1544	$\pm 316$	1009	$\pm 449$	1446	$\pm 265$
<b>V3</b>	593	$\pm 338$	718	$\pm 268$	616	$\pm 496$	818	$\pm 387$	949	$\pm 533$	718	$\pm 274$
<b>VP</b>	932	$\pm 436$	787	$\pm 298$	831	$\pm 440$	982	$\pm 517$	936	$\pm 458$	1073	$\pm 180$
<b>V4v</b>	619	$\pm 133$	662	$\pm 275$	792	$\pm 285$	540	$\pm 211$	423	$\pm 306$	493	$\pm 371$
<b>LOC</b>	<b>2864</b>	$\pm 638$	<b>1397</b>	$\pm 532$	1050	$\pm 356$	1010	$\pm 326$	2245	$\pm 860$	1611	$\pm 1106$
<b>FFA</b>	466	$\pm 162$	548	$\pm 86$	<b>268</b>	$\pm 54$	418	$\pm 105$	<b>1116</b>	$\pm 414$	247	$\pm 89$
<b>PPA</b>	520	$\pm 119$	561	$\pm 144$	572	$\pm 110$	973	$\pm 338$	455	$\pm 195$	207	$\pm 27$

Number of Voxels for each ROI. Significant differences are shown in bold ( $p < .05$ ). Patients with visual field defects showed more voxels in ipsilesional V1d than V1v. Controls' left and right LOC clusters differ significantly and the ipsilesional FFA cluster of patients with intact visual fields (iVF) is significantly smaller than that of patients with visual field defects (dVF).

### 7.2.6 Lesion Mapping

Software MRICron (Rorden & Brett, 2000) served to reconstruct the lesions. Each individual lesion was manually delineated in native patient space using the acute FLAIR images. We marked regions of damage and hyperintensities and created volumes of interest (VOIs). The FLAIR image and the lesion VOI were normalized

to the MNI FLAIR template brain using the clinical toolbox in SPM8 (Rorden, Bonilha, Fridriksson, Bender, & Karnath, 2012).

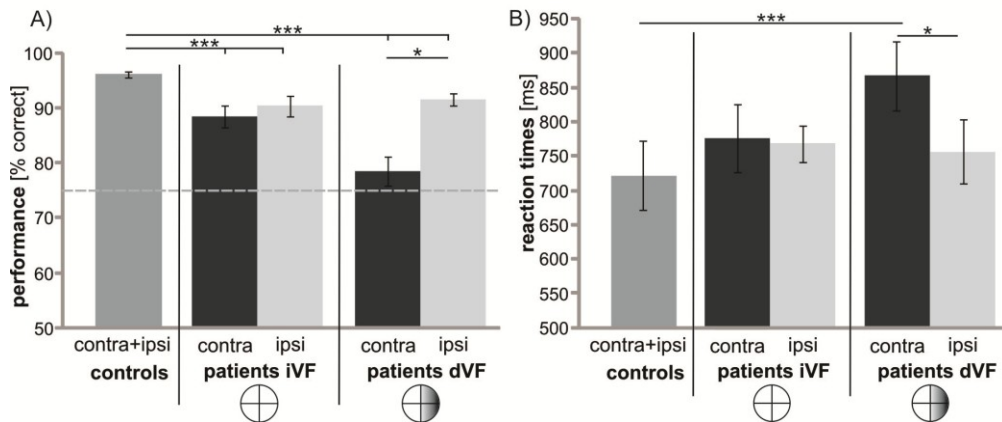
## 7.3 Results

### 7.3.1 Behavioral results

*Comparison of left and right presentation side in controls.* Percent correct data did not differ significantly between left and right presentation (left:  $96 \pm 2$  %-correct; right:  $96 \pm 2$  %-correct; paired t-test:  $t(11) = -.483$ ,  $p = .6$ ). Reaction times were significantly faster for right than for left visual field stimulation in controls (left:  $730 \pm 55$  msec; right:  $714 \pm 50$  msec; paired t-test:  $t(11) = 2.9$ ,  $p = .02$ ). This result was unexpected as other studies did not show an advantage for either visual hemifield in rapid object categorization (Thorpe, Gegenfurtner, Fabre-Thorpe, & Bülthoff, 2001). In a study of our lab we used the same paradigm as presented in this study in order to investigate behavioral effects of object categorization in patients and controls (Grimsen et al., 2010). There, no difference between left and right stimulus presentation appeared in an even larger control group ( $n=60$ ). Due to the missing effect in other studies and because we were not interested in left versus right hemifield differences, reaction time data of left and right stimulus presentation were collapsed.

*Behavioral data of patients with intact visual field.* Patients with intact visual fields made significantly more categorization errors than controls did ( $F_{(1, 18)} = 17.7$ ,  $p = .001$ ), both for contra- and ipsilesional presentation (contralesional:  $t_{(18)} = -4.6$ ;  $p \leq .001$ ; ipsilesional:  $t_{(18)} = -3.5$ ;  $p = .003$ ; Figure 7-3A). Interestingly, error rate was similar for both, ipsi- and contralesional presentation ( $t_{(7)} = 1.6$ ;  $p = .15$ ). Reaction times did not significantly differ between patients and controls, although patients reacted slightly slower than controls ( $F_{(1, 18)} = 2.8$ ,  $p = .1$ ; Figure 7-3B). Patients reaction times showed no side differences ( $t_{(7)} = 0.7$ ;  $p = .5$ ).





**Figure 7-3.** Percent correct responses (A) and reaction times (B) of both patient groups and controls. Contra+ipsi = data of controls (both sides collapsed), contra = contralesional and ipsi = ipsilesional in patients, iVF = intact visual field, dVF = defective visual field. Dashed line indicates perceptual threshold for a 2 AFC task (75% correct). Error bars reflect SE. \*  $p < .05$  \*\*  $p \leq .01$  \*\*\*  $p \leq .001$ .

*Behavioral data of patients with visual field defects.* Patients with visual field defects achieved worse categorization performance than controls ( $F_{(1, 15)} = 66.9$ ,  $p \leq .001$ ) and performance of patients was significantly worse if stimuli were presented contralesionally than if they were presented ipselesionally ( $t_{(4)} = 3.3$ ;  $p = .03$ ); Figure 7-3A). Furthermore, patients with visual field defects were significantly slower than controls ( $F_{(1, 15)} = 5.0$ ,  $p \leq .04$ ), but only for contralesional presentation ( $t_{(15)} = 3.2$ ;  $p = .006$ ) and not for ipsilesional presentation ( $t_{(15)} = 0.9$ ;  $p = .4$ ). Patients showed significantly reduced reaction times for contralesional stimulation ( $t_{(4)} = 5.7$ ;  $p = .005$ ; Figure 7-3B).

### 7.3.2 Imaging results

#### *Delineation of Regions of Interest*

In all subjects, except one (patient 10), early visual areas V1, V2v, V2d, V3, VP and V4v and higher visual areas (LOC, FFA and PPA) could be identified functionally in both the lesioned and intact hemisphere (Table 7-2). In patient 10, the lesion included the parahippocampal gyrus and no PPA was definable in the lesioned hemisphere. The mean group beta value was used instead. Importantly, all ROIs

were defined functionally, and therefore located in structurally undamaged brain regions. Patients' ROIs were assigned to contra- and ipsilesional side with the left hemisphere ROIs of controls arbitrarily considered as the lesioned side. The cluster sizes from each patient group were compared with controls using repeated measures ANOVAs. After statistical analysis of the ROI voxel clusters, we collapsed data from the left and right hemispheres in controls for analysis of the main experiment.

*Early visual areas.* The cluster sizes of the early visual area ROIs were similar across controls and both patient groups (all  $p > .05$ ). In controls, left and right hemisphere ROIs had the same size, except in V1 where the left cluster had significantly more voxels than the right cluster ( $F_{(1, 11)} = 5.5$ ,  $p = .04$ ; see Table 7-2). The left and right V1 cluster showed a similar activity level in the object categorization task ( $F_{(1, 11)} = .009$ ,  $p = .9$ ). Thus, we collapsed left and right ROIs in controls. In patients, ipsilesional and contralesional voxel clusters had the same size (V1:  $F_{(1, 11)} = 0.0$ ,  $p = .9$ ; V2:  $F_{(1, 11)} = .3$ ,  $p = .6$ ; V3:  $F_{(1, 11)} = .4$ ,  $p = .6$ ). We were furthermore interested in the difference between dorsal and ventral counterparts of V1-V3. In V1 of patients with visual field defects dorsal/ventral ROIs differed ( $F_{(1, 22)} = 17.5$ ,  $p \leq .001$ ), with a smaller cluster size in ipsilesional ventral compared to dorsal V1 ( $t_{(4)} = 3.6$ ;  $p \leq .02$ ). Activity level during the main experiment in dorsal/ventral homologues of each area were very similar and no statistical differences between them exist (paired sample t-test all  $p \geq .05$ ), except in controls' V3v versus V3d for ipsilateral stimulation ( $t_{(11)} = 3.1$ ;  $p \leq .009$ ). As cluster sizes and activity level were comparable, we collapsed dorsal and ventral counterparts. Thus, areas V1, V2, and V3 were obtained.

*Object-selective areas.* The cluster sizes of the ROIs were similar across controls and both patient groups. Exceptions are (see Table 7-2): A 2 (ROI side) x 3 (Group) repeated-measures ANOVA showed significantly more voxels in right LOC than left LOC ( $F_{(1, 22)} = 5.8$ ,  $p = .03$ ), an effect only present in controls ( $t_{(11)} = 3.6$ ,  $p = .004$ ). As activation level between hemispheres in LOC did not differ in controls ( $p > .05$ ), data from the left and right hemispheres were collapsed. The ipsilesional FFA of

patients with visual field defects contained significantly more voxels than that of patients with an intact visual field (One-Way ANOVA;  $F_{(2, 12)} = 6.8$ ,  $p = .03$ ).

**Table 7-3. ANOVAs on the mean responses in the early visual and object-selective areas of patients and controls during the object categorization experiment**

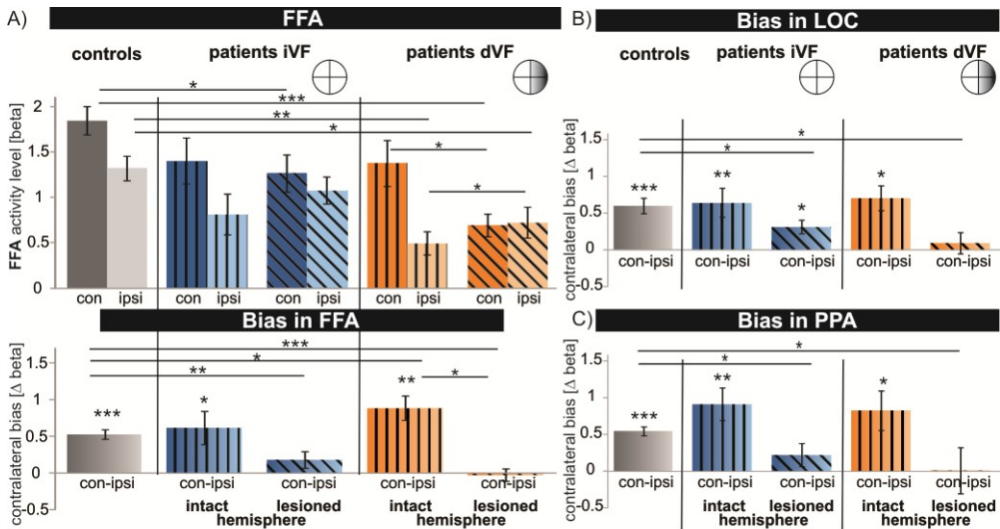
Factors		Patients iVF				Patients dVF			
		Intact hemisphere		Lesioned hemisphere		Intact hemisphere		Lesioned hemisphere	
		<b>F</b> (1, 18)	<b>p</b>	<b>F</b> (1, 18)	<b>p</b>	<b>F</b> (1, 15)	<b>p</b>	<b>F</b> (1, 15)	<b>p</b>
<b>V1</b>	Presentation side	<b>93.8</b>	<b>&lt;.001</b>	<b>48.1</b>	<b>&lt;.001</b>	<b>143.7</b>	<b>&lt;.001</b>	<b>164.8</b>	<b>&lt;.001</b>
	Group	0.04	0.8	0.4	0.54	<b>4.8</b>	<b>0.045</b>	<b>8.8</b>	<b>0.009</b>
	Presentation side * group	0.02	0.9	<b>11.2</b>	<b>0.004</b>	0.9	0.4	<b>6.7</b>	<b>0.02</b>
<b>V2</b>	Presentation side	<b>206.3</b>	<b>&lt;.001</b>	<b>79.4</b>	<b>&lt;.001</b>	<b>164.4</b>	<b>&lt;.001</b>	<b>163.9</b>	<b>&lt;.001</b>
	Group	0.9	0.4	1.2	0.3	<b>0.06</b>	<b>0.02</b>	<b>5.1</b>	<b>0.04</b>
	Presentation side * group	0.5	0.5	<b>13.4</b>	<b>0.02</b>	1.8	0.2	<b>37.2</b>	<b>&lt;.001</b>
<b>V3</b>	Presentation side	<b>117.8</b>	<b>&lt;.001</b>	<b>102.1</b>	<b>&lt;.001</b>	<b>163.9</b>	<b>&lt;.001</b>	<b>195.7</b>	<b>&lt;.001</b>
	Group	0.3	0.6	0.7	0.4	3.1	0.1	<b>6.4</b>	<b>0.02</b>
	Presentation side * group	1.0	0.3	<b>19.6</b>	<b>&lt;.001</b>	2.7	0.1	<b>17.2</b>	<b>0.001</b>
<b>V4v</b>	Presentation side	<b>217.6</b>	<b>&lt;.001</b>	<b>115.9</b>	<b>&lt;.001</b>	<b>75.2</b>	<b>&lt;.001</b>	<b>109.7</b>	<b>&lt;.001</b>
	Group	0.2	0.7	0.009	0.9	2.6	0.1	1.6	0.2
	Presentation side * group	0.9	0.4	<b>10.6</b>	<b>0.04</b>	2.0	0.2	<b>29.4</b>	<b>&lt;.001</b>
<b>LOC</b>	Presentation side	<b>41.9</b>	<b>&lt;.001</b>	<b>35.6</b>	<b>&lt;.001</b>	<b>44.6</b>	<b>&lt;.001</b>	<b>13.5</b>	<b>0.002</b>
	Group	0.001	0.98	0.2	0.6	0.2	0.7	1.1	0.3
	Presentation side * group	0.2	0.7	<b>4.6</b>	<b>0.046</b>	0.3	0.6	<b>7.3</b>	<b>0.02</b>
<b>FFA</b>	Presentation side	<b>36.2</b>	<b>&lt;.001</b>	<b>39.2</b>	<b>&lt;.001</b>	<b>99.6</b>	<b>&lt;.001</b>	<b>20.3</b>	<b>&lt;.001</b>
	Group	3.7	0.07	3.5	0.08	<b>6.7</b>	<b>0.02</b>	<b>13.2</b>	<b>0.002</b>
	Presentation side * group	0.1	0.7	<b>8.7</b>	<b>0.01</b>	<b>6.4</b>	<b>0.02</b>	<b>25.3</b>	<b>&lt;.001</b>
<b>PPA</b>	Presentation side	<b>57.3</b>	<b>&lt;.001</b>	<b>29.4</b>	<b>&lt;.001</b>	<b>50.2</b>	<b>&lt;.001</b>	<b>6.3</b>	<b>0.02</b>
	Group	0.0	1.0	0.99	0.33	1.7	0.2	1.9	0.2
	Presentation side * group	2.9	0.1	<b>5.5</b>	<b>0.03</b>	2.1	0.2	<b>6.4</b>	<b>0.02</b>

Two-way repeated measures ANOVA: Factors: presentation side (ipsilateral, contralateral) and group (patients, controls)

### *Modulation of the contralateral bias*

In all ROIs the magnitude of the contralateral bias was investigated in order to examine altered neuronal response patterns. Contralateral bias represents the difference between contra- versus ipsilateral stimulation (Figure 7-4, Figure 7-5). We furthermore examined effects of presentation side (contra- and ipsilateral), group (controls, patients with intact visual fields, patients with visual field defects) and ROI side (intact vs. lesioned hemisphere) using a series of repeated-measures ANOVAs and post hoc pairwise comparisons, summarized in Table 7-3. Main results are described below.

In controls, the activation difference between contra- and ipsilateral stimulation was significant in all ROIs, indicating a pronounced contralateral bias (V1:  $F_{(1, 11)} = 239.4$ ;  $p \leq .001$ ; V2:  $F_{(1, 11)} = 259.8$ ;  $p \leq .001$ ; V3:  $F_{(1, 11)} = 184.5$ ;  $p \leq .001$ ; V4v:  $F_{(1, 11)} = 166.9$ ;  $p \leq .001$ ; LOC:  $F_{(1, 11)} = 32.8$ ;  $p \leq .001$ ; FFA:  $F_{(1, 11)} = 72.3$ ;  $p \leq .001$ ; PPA:  $F_{(1, 11)} = 78.3$ ;  $p \leq .001$ ).



**Figure 7-4. Brain activity to contra- and ipsilateral visual stimulation and magnitude of contralateral bias (the difference between activity to contra- and ipsilateral stimulation; con - ipsi) in (A) FFA. For (B) LOC and (C) PPA only bias is shown, but the activity pattern to contra- and ipsilateral stimulation was similar to that of the FFA. Gray = controls, blue = patients with an intact visual field (iVF) and orange = patients with visual field defects (dVF). Patients' data are shown for intact (vertical hatched) and lesioned (oblique hatched) hemispheres separately. Error bars reflect SE. \*  $p < .05$  \*\*  $p \leq .01$  \*\*\*  $p \leq .001$ .**

We expected activation changes in patients to occur predominantly in object-selective cortex (Figure 7-4). In both patient groups, a significant bias was observed only in the *intact* hemisphere of FFA (patients iVF:  $t_{(7)} = 2.8$ ,  $p = .03$ , patients dVF:  $t_{(4)} = 5.3$ ,  $p = .01$ ), PPA (patients iVF:  $t_{(7)} = 4.1$ ,  $p = .01$ , patients dVF:  $t_{(4)} = 3.0$ ,  $p = .04$ ) and LOC (patients iVF:  $t_{(7)} = 3.7$ ,  $p = .01$ , patients dVF:  $t_{(4)} = 4.1$ ,  $p = .01$ ). In FFA of patients with visual field defects the bias was even larger than in controls ( $t_{(15)} = 2.5$ ,  $p = .02$ ). In the *lesioned* hemisphere, patients with an intact visual field lacked a contralateral bias in FFA or in PPA (difference between contra- and ipsilateral stimulation not significantly different from zero; all  $p > .05$ ). Only LOC showed a significant bias ( $t_{(7)} = 3.2$ ,  $p = .02$ ), although it was reduced compared to controls ( $t_{(18)} = -2.1$ ,  $p = .046$ ).

To assess the origin of the difference in contralateral biases, we evaluated the level of activation for contralateral and ipsilateral presentation between patients and controls and within patients (Figure 7-4A). We hypothesized that a reduced bias in the *lesioned* hemisphere results from lower activity levels to contralateral (contralesional) stimulation, while activation to ipsilateral (ipsilesional) stimulation remains normal. This was the case in FFA and PPA: FFA of patients with intact visual fields showed less contralateral activation (in the *lesioned* hemisphere) compared to controls ( $t_{(18)} = -2.3$ ;  $p = .03$ ), and PPA of the *lesioned* hemisphere was less activated by contralateral stimulation than the intact PPA ( $t_{(7)} = -2.5$ ;  $p = .04$ ). Activity from ipsilateral stimulation in the *lesioned* hemisphere did not significantly differ from controls (all  $p \geq .05$ ). Patients with visual field defects showed less activation to contralateral stimulation both in FFA ( $t_{(15)} = -4.5$ ;  $p < .001$ ) and PPA ( $t_{(15)} = -2.6$ ;  $p = .02$ ). LOC of the *lesioned* hemisphere was less activated than the intact hemisphere for contralateral stimulation in patients with visual field defects ( $t_{(4)} = -2.9$ ;  $p = .04$ ). Contrary to our hypothesis, patients with visual field defects showed less activation to ipsilateral stimulation in FFA of the *lesioned* hemisphere ( $t_{(15)} = -2.5$ ;  $p = .02$ ).

The contralateral bias in FFA of the intact hemisphere of patients with visual field defects was a larger than the contralateral bias in controls (Figure 7-4B). We

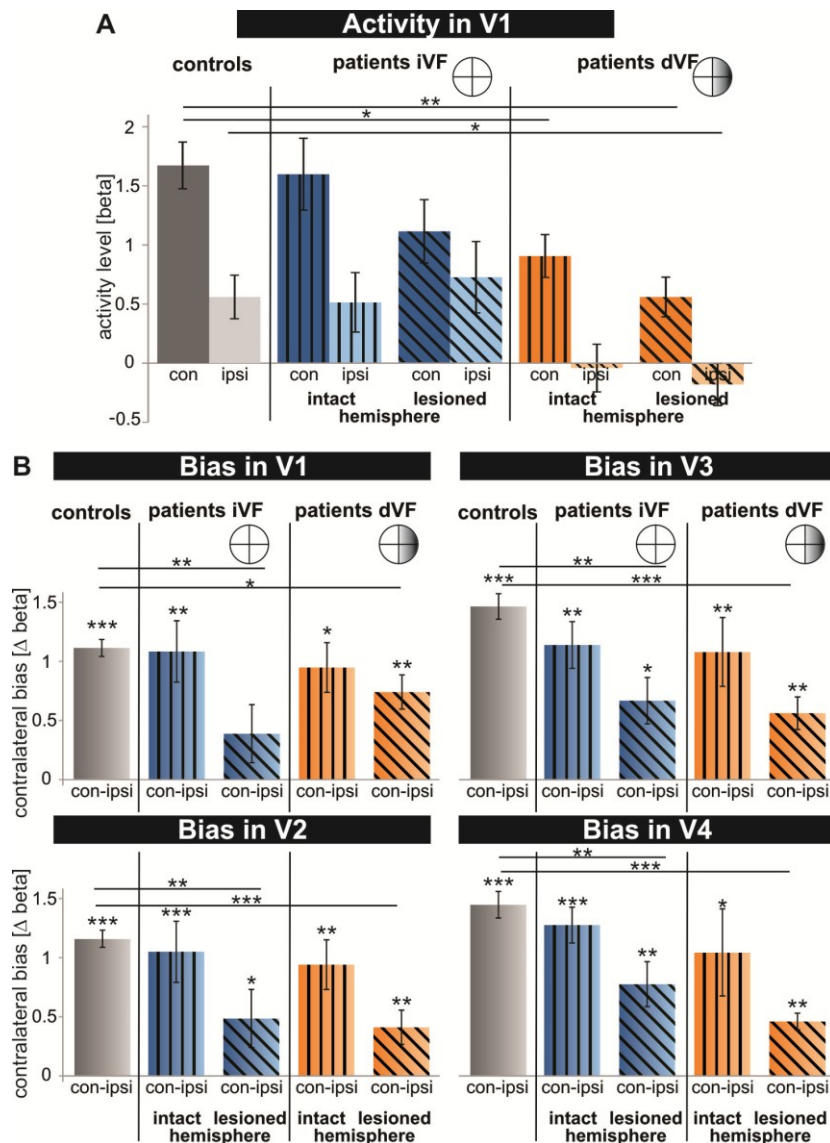
expected this to be a consequence of smaller activation to ipsilateral stimulation, which was the case in the intact hemisphere activity from ipsilateral stimulation was smaller than in controls ( $t_{(15)} = -3.7$ ;  $p \leq .01$ ) and activation to contralateral stimulation was normal ( $t_{(15)} = -1.6$ ;  $p = .13$ ).

The overall activity level was smaller in FFA of patients compared to controls. In patients with an intact visual field the reduction was marginally significant, both in the intact and lesioned hemisphere (group effect: intact hemisphere  $F_{(1, 18)} = 3.7$ ;  $p = .07$ ; lesioned hemisphere  $F_{(1, 18)} = 3.5$ ;  $p = .08$ ). In patients with visual field defects both hemispheres showed significantly less activation compared to controls (group effect: intact hemisphere  $F_{(1, 15)} = 6.7$ ;  $p = .02$ ; lesioned hemisphere  $F_{(1, 15)} = 13.2$ ;  $p \leq .01$ ).

If object-related visual areas show an altered contralateral bias in stroke patients, is this response pattern already present in early visual areas (Figure 7-5)?

The *intact* hemisphere in both patients groups showed a normal contralateral bias in all early visual areas (V1:  $t_{(7)} = 4.2$ ;  $p \leq .01$ ; V2:  $t_{(7)} = 6.7$ ;  $p \leq .001$ ; V3:  $t_{(7)} = 4.4$ ;  $p \leq .01$ ; V4v:  $t_{(7)} = 8.4$ ;  $p \leq .001$ ; patients dVF: V1:  $t_{(4)} = 4.5$ ;  $p \leq .05$ ; V2:  $t_{(4)} = 4.9$ ;  $p \leq .01$ ; V3:  $t_{(4)} = 4.7$ ;  $p \leq .01$ ; V4v:  $t_{(4)} = 2.8$ ;  $p = .047$ ). The *lesioned* hemisphere showed an altered activity pattern: Apart from V1 ( $t_{(7)} = 1.6$ ;  $p \leq .2$ ), all early visual area ROIs showed a significant contralateral bias (V2:  $t_{(7)} = 2.4$ ;  $p = .046$ ; V3:  $t_{(7)} = 2.7$ ;  $p = .03$ ; V4v:  $t_{(7)} = 4.1$ ;  $p \leq .01$ ; patients dVF: V1:  $t_{(4)} = 5.1$ ;  $p \leq .01$ ; V2:  $t_{(4)} = 5.4$ ;  $p \leq .01$ ; V3:  $t_{(4)} = 5.8$ ;  $p \leq .01$ ; V4v:  $t_{(4)} = 6.6$ ;  $p \leq .01$ ), but the magnitude of the bias was significantly reduced compared to controls (V1:  $t_{(18)} = -3.3$ ;  $p = .004$ ; V2:  $t_{(18)} = -3.7$ ;  $p = .002$ ; V3:  $t_{(18)} = -3.9$ ;  $p = .001$ ; V4v:  $t_{(18)} = -3.3$ ;  $p = .004$ ).

In agreement with our hypothesis, the smaller contralateral bias in the lesioned hemisphere was a consequence of less activity to contralateral stimulation: patients with intact visual fields showed a trend in V1, V2 and V3 of (V1:  $t_{(18)} = -1.7$ ;  $p = .1$ ; V2:  $t_{(18)} = -2.03$ ;  $p = .057$ ; V3:  $t_{(18)} = -2.05$ ;  $p = .055$ ), and patients with visual fields defect showed significantly less activation to contralateral stimulation compared to controls in all ROIs (V1:  $t_{(15)} = 2.3$ ;  $p = .004$ ; V2:  $t_{(15)} = 0.98$ ;  $p = .005$ ; V3:  $t_{(15)} = 2.9$ ;  $p = .005$ ; V4v:  $t_{(15)} = 1.9$ ;  $p = .03$ ).



**Figure 7-5.** A) Activity level in controls (gray), patients with an intact visual field (iVF, blue) and patients with visual field defects (dVF, orange) in V1. B) Magnitude of the contralateral bias (difference between activity to contra- and ipsilateral stimulation; con - ipsi) in early visual areas (V1, V2, V3 and V4). Patients' data are shown for intact (vertical hatched) and lesioned (oblique hatched) hemispheres separately. Error bars reflect SE. \*  $p < .05$  \*\*  $p \leq .01$  \*\*\*  $p \leq .001$ .

Patients with visual field defects showed smaller activation in V1 of the intact hemisphere and in V1, V2 and V3 of the lesioned hemisphere.

In summary, we found a reduced contralateral bias in the *lesioned* hemisphere of both patient groups in early visual areas and no contralateral bias in FFA and PPA.

## 7.4 Discussion

The aim of the current study was twofold. First, we questioned whether non-agnostic patients with unilateral occipito-temporal damage show impaired performance in a lateralized rapid object categorization task. The second aim was to find neural correlates of the behavioral outcome. This study provides evidence that performance is impaired in both visual fields even after unilateral lesions, which are accompanied by altered neural mechanisms in early and ventral cortical areas. Thus, the lesion has remote effects on object processing areas, as evidenced by an altered contralateral bias in visual areas.

### *Behavioral correlates after unilateral occipito-temporal lesions*

Patients' object categorization performance was significantly reduced compared to healthy controls, both in the contra- and ipsilesional visual fields. Patients showed no total object categorization deficit, as performance was still quite good. However, relative object categorization deficits that were missed by conventional clinical tests were present. This is in accordance with a study of Martinaud et al. (2012), who found moderate object recognition deficits after unilateral PCA infarction.

The deficit in rapid object categorization does not seem to be a general deficit in processing visual stimuli, as other visual processes were intact in most patients. Reaction times to simple visual stimuli were normal (Posner paradigm) and simple visual forms were categorized with normal thresholds. Rather, we show a deficit in object categorization in complex scenes which is not explainable by low-level sensory deficits. Previous studies have found that hemianopic patients show deficits in the intact visual field in terms of Gestalt perception (grouping), temporal information processing (Poggel, Treutwein, & Strasburger, 2011), and foveal vision, as shown by longer reaction times (Cavezian et al., 2010). The object categorization deficit of our patients was more pronounced for percentage correct responses, indicating a problem handling complexity rather than a temporal processing deficit (as predominantly found in hemianopes).



A recent study claims that rapid object categorization, as tested with a rapid categorization paradigm, is preserved in a patient with apperceptive object and face agnosia, (Boucart et al., 2010). Although this patient showed a major object recognition deficit using standard clinical agnosia tests, she was able to perform rapid categorization on the superordinate level above chance. However, compared to controls her performance was far from normal. This shows that rapid categorization tasks are able to reflect deficient object processing, albeit testing different mechanisms than conventional clinical tests. More precisely, agnosia tests require verbal processing of objects and any verbal deficit will reduce performance. In superordinate rapid categorization, however, predominantly the perceptual stage of object processing is measured with only minimal semantic and lexical processing.

Usually, cases with severe object recognition deficits are reported (e.g. James, Culham, Humphrey, Milner, & Goodale, 2003; Karnath et al., 2009; Taylor & Warrington, 1971; Taylor & Warrington, 1973). In this study, we demonstrate that subtle deficits of object categorization also exist. This indicates a gradual loss of object recognition, which might only be observable when testing specific perceptual mechanisms in isolation. We believe that object categorization is lower due to disrupted object processing networks (Ffytche, Blom, & Catani, 2010; Konen et al., 2011; Thomas et al., 2009), thus leading to higher error rates. Remaining areas in the network and the intact hemisphere may prevent these patients from a total loss of object recognition.

### *Neuronal correlates after occipito-temporal lesions*

The second goal of the present study was to determine functional changes in brain activity after stroke during an object categorization task. In a recent study, (Bridge et al., 2013) investigated the structural and functional alterations of the well-known agnostic patient D.F. Despite largely intact visual fields her functional cortical response pattern to visual stimuli differed from controls. Dorsal early visual areas showed abnormal activation pattern beyond V1, and only little object-related activation in ventral cortex was observed, according to D.F.'s object recognition

deficit (Bridge et al., 2013; James et al., 2003). This proves altered responses in visual cortex even to salient visual stimuli. Our patient group showed normal response patterns to retinotopic and centrally presented object stimuli. However, we revealed functional alterations within those functionally defined areas.

In controls neural responses of visual areas were consistent with previous studies. In accordance with the preference for contralateral stimulation in early and higher-tier visual areas, a contralateral bias was shown for all ROIs (Hemond et al., 2007). We used the contralateral bias as a tool for identifying impaired visual (object) processing in patients with occipito-temporal damage. The advantage of evaluating response patterns to contra- and ipsilateral presentation is that the effect of the lesioned hemisphere on inter- and intrahemispheric information processing can be examined. Most strikingly, a reduced contralateral bias in higher, and to a weaker extent in early visual areas of the lesioned hemisphere, represents altered brain dynamics, which might be a source of impaired object categorization.

The strongest neural alterations were found in higher object-related areas in both patient groups, which are likely caused by damaged object-processing networks. We found that the reduction of contralateral bias is mainly caused by less activity to contralesional stimuli. Furthermore, the larger difference between contra- and ipsilateral stimulation in the *intact* hemisphere (found in FFA of patients with visual field defects) derives most likely from less activity to ipsilateral (contralesional) stimulation. This indicates disturbed processing of sensory information coming from the contralesional visual field. Although there was no clear neuronal effect for ipsilesional stimuli (just a tendency for smaller activation), the modified neural responsiveness to contralesional stimuli indicates altered neural mechanisms that might influence otherwise intact processing streams. This might be caused by changed processing loops between hemispheres and between areas within a hemisphere, leading to a lower signal to noise ratio and disturbed transmission of incoming visual information (Goebel et al., 2001).

Both patient groups showed the strongest neural modulation in FFA of the lesioned hemisphere. Besides a complete lack of contralateral bias, the overall activity level

was also smaller. It is well known that FFA plays a crucial role in face and object processing (Grill-Spector, Sayres, & Ress, 2006; Kanwisher et al., 1997) and a malfunction of this area due to a remote cortical lesion might be a critical element for perceptual object categorization deficits.

Widespread modulation of unilateral lesions was investigated in few patient studies (Bridge et al., 2013; Carter et al., 2010; Gratton et al., 2012; Konen et al., 2011). They found that brain damage affects complex networks within the lesioned hemisphere and also extending to the intact one. (Konen et al., 2011) found a reduction in object-related responsiveness in the intact hemisphere of an agnostic patient, proving inter-hemispheric inhibition and remote influence of a lesion. We also revealed disturbed processing in the lesioned hemisphere, which extends to the intact hemisphere likely via disturbed transcallosal information transfer (Kravitz et al., 2008).

(Konen et al., 2011) found normal activity patterns in early visual areas in an agnostic patient. The results of the current study only partly support the notion of normal early visual area processing in patients with ventral cortical lesions. Contralateral bias was reduced in the early visual areas of the lesioned hemisphere, which was a result of less activity to contralateral stimulation. As bottom-up processing of sensory information is expected to be normal, at least in patients with intact visual fields, the reduction was probably caused by disturbed top-down information coming from higher visual areas which were affected by the lesion. However, due to the low temporal resolution of fMRI, no conclusion about the processing direction of the signal can be drawn. *Patients with visual field defects*, and thus damaged early visual areas, showed a strong reduction of activity in both the *intact* and *lesioned* hemispheres. This finding demonstrates decreased cortical activation in areas remote from the lesion, even in the early visual areas of the intact hemisphere.

It has been shown that infarction of the posterior cerebral artery leads to changed cortical activation pattern in patients with hemianopia compared to controls (Nelles et al., 2002; Nelles et al., 2007; Raposo et al., 2011). Stimulation of the blind visual

field yielded bilateral extrastriate activation, without activating the primary visual cortex (V1). Furthermore, activation was stronger in the ipsilateral (intact) hemisphere, compared to controls, indicating some kind of reorganization process taking place after stroke (Nelles et al., 2002). From our results we cannot confirm that compensatory mechanisms yield higher activity in the intact hemisphere. BOLD-responses in the intact hemisphere were comparable to controls or even smaller.

### *Limitations*

It should be kept in mind that early visual area ROIs of patients with *visual field defects* may include damaged tissue, which might complicate our interpretation of the results. We revealed that the pattern of activity of areas with intact tissue is similar, and therefore, the results seem to reflect neural changes even in partly damaged areas.

The question remains how damaged brain areas change the overall cerebrovascular properties. It has been shown that lesions after stroke increase the time to peak of the HRF in even distant brain regions and induce lower SNR in damaged brain regions (Bonakdarpour, Parrish, & Thompson, 2007). This may lead to misinterpretation of the BOLD signal. We assume that in our study a functional correlate, rather than general vascular effects due to the lesion, was measured. First, the effect was present in undamaged brain regions of both the lesioned and intact hemisphere, and second, the effect was found predominantly in FFA and PPA, while LOC did not show the effect.

In conclusion, unilateral lesions impair object recognition in both visual hemifields but neural correlates were predominantly found for contralesionally presented stimuli. Although the intact hemisphere might be able to act normally, functional suppression of the lesioned hemisphere may hamper normal stimulus processing. In summary this means that 1) unilateral lesions affect processes in structurally intact tissue of both the lesioned and intact hemisphere and 2) the intact hemisphere alone is not capable of ensuring completely intact object processing.



## 8. Ultra Rapid Object Categorization: Effects of Level, Animacy and Context

Praß M, Grimsen C, König M, Fahle M (2013)  
Ultra Rapid Object Categorization: Effects of  
Level, Animacy and Context. PLoS ONE 8(6):  
e68051.

### Abstract

It is widely agreed that in object categorization bottom-up and top-down influences interact. How top-down processes affect categorization has been primarily investigated in isolation, with only one higher level process at a time being manipulated. Here, we investigate the combination of different top-down influences (by varying the level of category, the animacy and the background of the object) and their effect on rapid object categorization. Subjects participated in a two-alternative forced choice rapid categorization task, while we measured accuracy and reaction times. Subjects had to categorize objects on the superordinate, basic or subordinate level. Objects belonged to the category animal or vehicle and each object was presented on a gray, congruent (upright) or incongruent (inverted) background. The results show that each top-down manipulation impacts object categorization and that they interact strongly. The best categorization was achieved on the superordinate level, providing no advantage for basic level in rapid categorization. Categorization between vehicles was faster than between animals on the basic level and vice versa on the subordinate level. Objects in homogenous gray background (context) yielded better overall performance than objects embedded in complex scenes, an effect most prominent on the subordinate level. An inverted background had no negative effect on object categorization compared to upright scenes. These results show how different top-down manipulations, such as category level, category type and background information, are related. We discuss the implications of top-down interactions on the interpretation of categorization results.

## 8.1 Introduction

In object categorization objects are classified corresponding to common characteristics, a process which depends both on perceptual and higher cognitive processing stages. The perceptual part of object categorization includes early sensory processing (contrast detection, contour integration, color processing and segmentation from background), and complex visual processing, like object detection and coarse classification to certain categories (e.g. faces, objects, scenes). Cognitive aspects of object processing are associated with semantic interpretation, classification, memorization and lexical processing of an object. Top-down influences, such as expectation, attention, context and expertise, are believed to facilitate object recognition.

The aim of investigating perceptual object categorization is to understand how objects and scenes are represented in early and higher visual cortices. It is known that the visual system is extremely fast and accurate in recognizing complex natural scenes and objects (Delorme et al., 2004; Thorpe et al., 1996). It is assumed that a first sweep of feedforward information is sufficient to discriminate whether or not an object is present in a scene (Serre, Oliva, & Poggio, 2007; VanRullen & Thorpe, 2001b) and that top-down processes can speed up response times (Delorme et al., 2004; Fenske et al., 2006; Gazzaley, Cooney, McEvoy, Knight, & D'Esposito, 2005). Key visual features of an object (such as eyes, mouth and limbs of an animal) are crucial, while color information plays a minor role in rapid categorization (Delorme et al., 2010). Studies have claimed that the rapid detection of an object in a scene might be pre-attentive (Evans & Treisman, 2005; Li, VanRullen, Koch, & Perona, 2002; Peelen, Fei-Fei, & Kastner, 2009), but this view has been challenged recently, showing that scene perception requires attention (Cohen, Alvarez, & Nakayama, 2011). If demands on object categorization are more complex, such as identification of an object, higher stages of cognitive processing are required (Chao et al., 2002; Harel et al., 2011; Kiefer, 2001; Mahon & Caramazza, 2009). These processes are beyond pure object detection and include a more detailed analysis of the object and its semantic interpretation. Aspects influencing object categorization

in a top-down manner are, among others, spatial and feature-based attention, the likelihood of an object being present, expertise, the level of abstraction and, thus, the amount of information necessary to analyze the object, the category of an object, e.g. living or non-living, and the contextual information an object co-occurs with. This study combines perceptual categorization processes (rapid visual object categorization) and the influence of top-down processes (here: level of abstraction, animacy and contextual background) that potentially impact on object categorization.

### **8.1.1 Levels of Abstraction**

The same object can be categorized at different levels of abstraction, for example at a general, superordinate (e.g. animal), a basic (e.g. cat) or a subordinate (e.g. Siamese cat) level (Rosch et al., 1976). As the object itself is always the same, the effect of level is clearly not a perceptual one, but rather a cognitive process where information is evaluated corresponding to task demands. It is a matter of discussion what the entry level of categorization is. Some studies state an advantage for the basic level (e.g. “cat”) over both the more general category “animal” (superordinate level) and the more precise category “Siamese cat” (subordinate level) (Rogers & Patterson, 2007; Rosch et al., 1976; Tanaka & Taylor, 1991). It is assumed that the basic level is processed before the superordinate and subordinate level. Other studies found evidence against the basic level advantage (Greene & Oliva, 2009; Loschky & Larson, 2010; Macé et al., 2009). It has been suggested that the advantage for basic level scenes diminishes if stimulus processing time is limited (Loschky & Larson, 2010; Macé et al., 2009; Rogers & Patterson, 2007). In a go/no-go paradigm subjects responded faster and more accurate to the category “animal” than to the basic level category “bird” or “dog” (Macé et al., 2009). According to a coarse-to-fine account, coarse information is important for global image features and fine information for local image features. Thus, the more specific an object is categorized, the finer grained the perceptual information about that object should be (Collin & McMullen, 2005; Goffaux et al., 2011). This hypothesis argues against an advantage for the basic level because for basic level categorization finer perceptual



information is needed than for superordinate categorization. It remains elusive under what circumstances the basic-level advantage occurs. The question arises whether the loss of the basic level advantage is a consequence of rapid categorization processes and whether it can be replicated in other test situations using rapid categorization tasks. We tested the occurrence of the basic-level advantage in a two alternative forced choice (2-AFC) task. Thus, for each stimulus presentation a response was given which allowed for the categories to be compared directly. Categories were more similar than in the study of Macé et al. to assess the effect of level under more controlled stimulus conditions. Based on the results of Macé and colleagues we hypothesized a behavioral advantage for the superordinate over the basic level, probably due to limited processing time in rapid categorization.

### **8.1.2 Animate vs. inanimate categories**

Objects can also be classified into living and non-living categories. Different processing mechanisms for animate and inanimate object categories have been suggested by behavioral, functional and neuropsychological studies (Mahon, Anzellotti, Schwarzbach, Zampini, & Caramazza, 2009; McMullen & Purdy, 2006; Riddoch et al., 2008). Animate/inanimate categories were found to engage different neural subsystems in the brain (Chao et al., 2002; Gerlach, 2007; Martin, 2007). This may lead to faster and more accurate responses for either an animate or an inanimate category (Crouzet, Joubert, Thorpe, & Fabre-Thorpe, 2012; Crouzet, Kirchner, & Thorpe, 2010; New, Cosmides, & Tooby, 2007; Proverbio, Del, & Zani, 2007). These animacy effects might be derived from perceptual differences between object categories. It has been shown, for example, that animate categories depend on different spatial frequencies than categorization of non-animals (Harel & Bentin, 2009; Viggiano, Costantini, Vannucci, & Righi, 2004). Additionally, cognitive processes, like different functionality and specialization of the object, may account for animacy effects, (e.g. tools automatically recruit action related circuits; Mahon & Caramazza, 2009).

How animate and inanimate objects affect behavior and whether a behavioral advantage for either category exists is still an open question. Here we use animate

and non-manipulable inanimate categories at different levels of abstraction in order to investigate whether animate categories yield better performance than non-manipulable inanimate categories. This suggestion is based on the *sensory/functional account theory*, which assumes that objects are represented according to their information content and functionality (Humphreys & Forde, 2001; Warrington & Shallice, 1984). Following this theory, manipulable artifacts, such as tools, have a behavioral benefit over animate categories, because faster, action related neural circuits are engaged during processing. On the other hand, processing of non-manipulable artifacts, such as vehicles, depend more on perceptual than on functional properties. This would lower the behavioral benefit and lead to similar or even worse performance, compared to animate categories.

It is unknown whether animate or inanimate objects are categorized differently at different levels of abstraction. We therefore explored the effect of animate and inanimate categories at the superordinate, basic and subordinate level. It was hypothesized that a similar animacy effect should occur at each level of abstraction.

### **8.1.3 Background**

The context in which an object occurs may be crucial for its recognition. Objects usually co-occur with a contextual frame which is perceptually and semantically congruent with the object. A bird belongs to a tree, a car on a street and a computer on a desk. Semantically congruent contextual associations have been suggested to facilitate both bottom-up and top-down object recognition (Bar & Ullman, 1996; Davenport & Potter, 2004; Fenske et al., 2006; Kveraga et al., 2011). Furthermore, in rapid categorization subjects are better and faster detecting objects in a semantically congruent context (Crouzet et al., 2012; Joubert et al., 2008). Another factor may be the physical relationship between an object and its background. That is, object-background proportions such as size, position and orientation may influence object categorization (Biederman et al., 1982; Hollingworth & Henderson, 1998; Rieger et al., 2008). It remains an open question whether or not such perceptually (physically) incongruent background information affect rapid object categorization processes and whether such physical manipulations differ from

semantically manipulations. In this study the background information was varied in terms of orientation (upright vs. inverted context), while keeping the level and category constant. This allows for the investigation of background manipulations while controlling for object types and task demands. A “no background” (gray background) condition was used to compare categorization performance between isolated objects and objects embedded in a complex natural scene background. An inverted scene is believed to hamper processing of the object categorization, thus leading to higher error rates and slower reaction times.

Several studies have shown that the level, animacy and background of objects influence categorization processes, but the effects and interactions of these higher cognitive processes on perceptual categorization remain unclear. The experiments of the current study address the question of how perceptual and cognitive task manipulations influence rapid categorization. The study was driven by two main motivations: investigating (1) aspects of perceptual stages of object processing (bottom-up mechanisms) using rapid object categorization and speeded response times and (2) top-down mechanisms using manipulations of category level, animacy and background. The brief presentation time of stimuli (30 msec) was chosen to keep high-level factors known to affect object categorization, such as expectations, intentions and expertise (Harel et al., 2011; Johnson & Mervis, 1997; Schyns & Oliva, 1999; Viggiano, Righi, & Galli, 2006), to a minimum. An image, belonging to one of two given categories, was presented briefly and responses were given as quickly as possible via a button press in a two-alternative forced choice. Objects could either belong to a living (animal) or a non-living (vehicle) category and each object was presented on three different backgrounds (gray, upright and inverted). Upright and inverted backgrounds consisted of complex natural scenes and were semantically congruent with the given object. The task was to categorize objects at the superordinate, basic and subordinate level of abstraction in separate runs (e.g. animal, dog and St. Bernard, respectively). Importantly, no verbal response was necessary, in order to exclude lexical processes.

## **8.2 Material and Methods**

### **8.2.1 Ethics Statement**

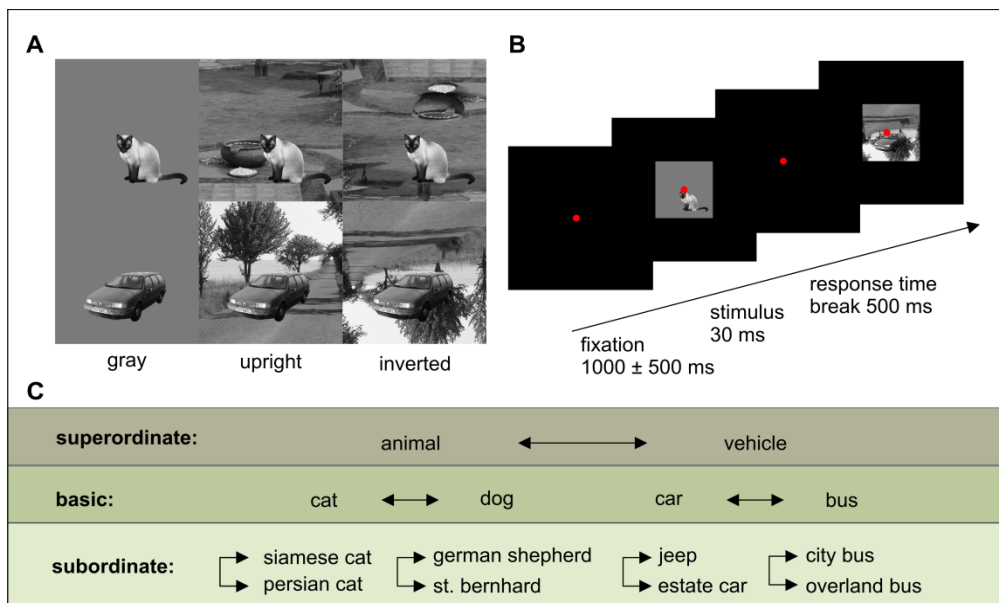
The study was approved by the local ethics committee of the University of Bremen (IACUC permit numbers and IRB name: n/a) and is in accordance with the Declaration of Helsinki. All subjects gave informed written consent.

### **8.2.2 Participants**

Sixteen healthy participants (8 male, 8 female) volunteered for the study. The age ranged between 18 – 31 years (mean:  $25 \pm 4$  years). Subjects had normal or corrected-to-normal visual acuity and no ophthalmological or neurological disorders (self-report). They were informed about the study and received course credits for participation. Subjects were non-experts but familiar with the given categories.

### **8.2.3 Experimental design and Procedure**

Three different category-levels were examined, namely the superordinate, basic and subordinate levels (Figure 8-1). The superordinate level contained the categories animal vs. vehicle. The basic level included the categories dog vs. cat and car vs. bus, while the subordinate level included the categories German Shepherd vs. St. Bernard, Siamese cat vs. Persian cat, estate car vs. Jeep and overland bus vs. city bus. Each pair of categories was presented in a single run, resulting in seven independent runs. In each run 180 trials were presented, including two categories with 30 objects; each object was presented on three different backgrounds (gray, upright natural scene and inverted natural scene, Figure 8-1A). The sequence of stimulus presentations was counterbalanced throughout each run.



**Figure 8-1. Illustration of stimuli and experimental design.**

(A) Two example objects on different context conditions. (B) Trial sequence. (C) Schematic of tested categories on each level of categorization. The arrow indicates pairs of categories that were tested against each other.

A trial started with a fixation time of 1000 msec ( $\pm$  500 msec jitter), followed by stimulus presentation for 30 msec and an unlimited response time (Figure 8-1B). The stimuli were presented centrally with a size of  $9.4^\circ$  of visual angle. The trial ended with a 500 msec break after the subject's response and before a new trial started. The screen was dark and a red fixation point (12 arcmin) was on the screen at all times. Participants had to indicate to which of the two categories the presented stimulus belonged through button press, irrespective of the background the object was presented on (two-alternative forced choice task). Response buttons were held in the left and right hand. Participants were instructed to respond as quickly and as accurately as possible and an auditory feedback was applied after false responses.

#### 8.2.4 Stimuli and apparatus

Stimuli consisted of black and white photographs of natural scenes, which were taken from an image hosting website (flickr.com) and which had no copyright restrictions. The target objects were cropped out and pasted on a gray, an upright

and an inverted natural scene background (on the same position). Edges of objects were smoothed to reduce pasting effects. All target objects had roughly the same size (120 pixels) and covered one third of the total image (350 x 350 pixels). For the subordinate level, each category consisted of 30 different objects and each object was pasted on three different backgrounds (gray, upright natural scene and inverted natural scene), resulting in 90 images for each category. In total, 720 images were created for the eight categories of the subordinate level. Both, superordinate and basic level image sets were composed of the subordinate image set. For the basic level category “dog”, half of the images derived from the German Shepherd set and the other half from the St. Bernard set. The other three basic level categories derived from their corresponding subordinate categories likewise. The image sets of the superordinate level consisted of equal portions of the appropriate subordinate image sets. The categories German Shepherd, St. Bernard, Siamese cat and Persian cat composed the superordinate category “animal” and the categories estate car, Jeep, overland bus and city bus composed the category “vehicle”. With respect to a balanced composition of images for basic and superordinate level sets, different images were taken from the original subordinate set. This was applied to avoid memory effects due to repetitive presentations of identical images. Participants were divided into two groups, which were presented with different image sets of the basic and superordinate level. Each participant was presented with all subordinate level images.

Stimuli were presented in a dark room on a 20“ CRT monitor (SAMSUNG Syncmaster 1100 MB; refresh rate 100 Hz and 1280x1024-pixel resolution) at a viewing distance of 60 cm, which was sustained by a chinrest. The stimulus presentation was conducted with an in-house software on a standard PC.

### **8.2.5 Analysis**

Reaction times (RT) and the proportion of correct responses (%-correct) were calculated. Statistical analysis was performed by using PASW statistics 18 (version 18.0.0). To analyze the obtained results repeated measures Analysis of Variance (ANOVA), post hoc pairwise comparisons and paired t-tests were conducted. In

case sphericity was violated in the repeated measures ANOVA, a Greenhouse-Geisser correction was applied. Error bars of graphs represent normalized confidence intervals according to an approach by Cousineau (2005) and Morey (2008).

**Table 8-1. Mean reaction times (ms) and %-correct for categorization of different levels, animacy and context.**

Level	Animacy	Context	Reaction time		% -correct	
			Mean	SE	Mean	SE
<b>superordinate</b>	animal	gray	459	49	94.2	6.3
		upright	455	58	91.5	5.8
		inverted	487	41	94.8	3.2
	vehicle	gray	469	61	92.5	7.3
		upright	488	57	95.8	4.5
		inverted	473	59	94.2	4.3
<b>basic</b>	animal	gray	519	40	90.8	7.3
		upright	465	39	89.6	3.9
		inverted	546	47	87.8	6.1
	vehicle	gray	479	35	94.3	4.6
		upright	544	45	93.5	4.5
		inverted	481	40	94.3	4.2
<b>subordinate</b>	animal	gray	539	52	88.8	6.2
		upright	559	41	86.6	5.9
		inverted	564	43	85.8	5.2
	vehicle	gray	571	47	85.8	3.8
		upright	561	53	80.9	5.2
		inverted	568	42	80.2	4.7

### 8.3 Results

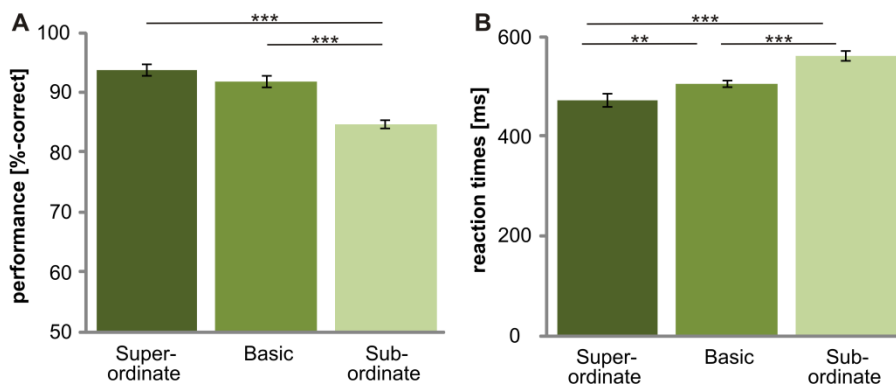
This study investigated the influence of different a) levels of abstraction, b) animacy and c) background on ultra rapid object categorization. The percentages of correct responses as well as the reaction times were analyzed with a 3 (level: superordinate,

basic, subordinate) x 2 (animacy: animal, vehicle) x 3 (background: gray, upright, inverted) repeated-measures Analysis of Variance (ANOVA). Results are shown in Table 8-1.

### 8.3.1 Main effects of top-down manipulations.

#### Accuracy

Subjects showed different accuracies at the superordinate level, the basic level and the subordinate level ( $F_{(2, 30)} = 98.8$ ,  $p < 0.001$ ; Figure 8-2A). Performance was best at the superordinate level and was decreased at the basic ( $p \leq 0.05$ ) and subordinate levels ( $p < 0.001$ ). Accuracy was higher at the basic level than at the subordinate level ( $p < 0.001$ ). No significant difference was found for animal and vehicle categorization ( $F_{(1, 15)} = .1$ ,  $p > .05$ ; Figure 8-3A). Subjects were much better at categorizing objects on a gray background than objects on complex natural scenes ( $p \leq .05$ ; Figure 8-4A). No significant difference was obtained between the “upright background” and “inverted background” conditions ( $p > .05$ ). Thus, a gray background facilitated object categorization but manipulating the orientation of a complex background had no influence on the categorization performance ( $F_{(2, 30)} = 6.6$ ;  $p = 0.004$ ).

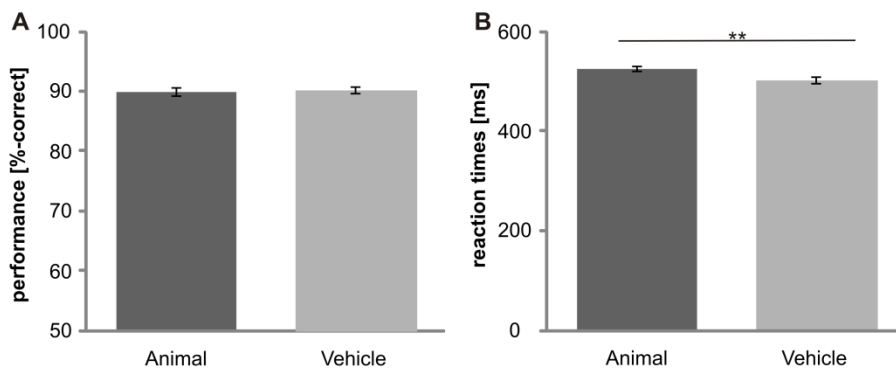


**Figure 8-2.** Influence of “level” on ultra-rapid object categorization. For each level (superordinate, basic and subordinate) the mean performance (A) and reaction times (B) are shown. Error bars represent the normalized 95% confidence intervals of the mean (Cousineau-Morey approach Cousineau, 2005; Morey, 2008). \*  $p < .05$  \*\*  $p \leq .01$  \*\*\*  $p \leq .001$ .

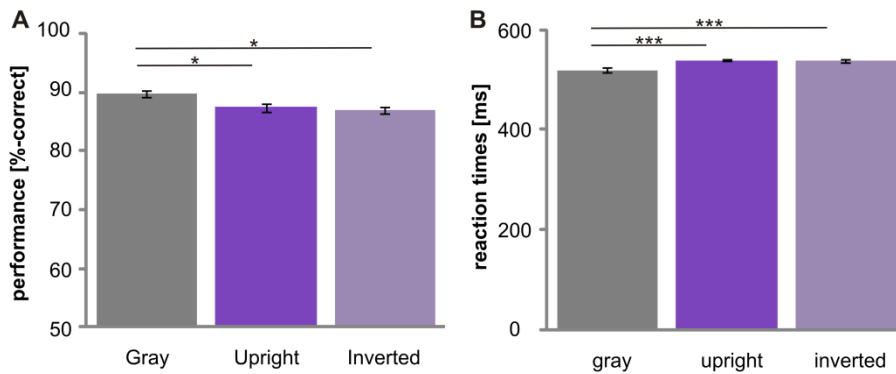


### Reaction Times

Reaction times were different between superordinate, basic and subordinate level ( $F_{(1, 21)} = 68.8$ ,  $p < 0.001$ ; due to violation of sphericity Greenhouse-Geisser corrected; Figure 8-2B). Object categorization at the superordinate level was significantly faster than at the basic ( $p \leq 0.05$ ) and subordinate ( $p < 0.001$ ) levels. Reaction times were faster at the basic level than at the subordinate level ( $p < 0.001$ ). Thus, no basic level advantage was observed. Animate categories were processed slower than inanimate categories (Figure 8-3B). Reaction times for animals ( $523 \pm 41\text{ms}$ ) were significantly slower than the reaction times for vehicles ( $502 \pm 41\text{ms}$ ;  $F_{(1, 15)} = 14.2$ ,  $p < .01$ ). These results suggest that processing speed, as measured by reaction time, is influenced by animacy, but performance is not. The background had an effect on categorization ( $F_{(2, 30)} = 39.3$ ;  $p < 0.001$ ): Objects on a gray background were categorized faster than objects embedded in scenes ( $p \leq .05$ ). No difference was found between upright and inverted scenes ( $p > .05$ ). This demonstrates that a lack of a complex background facilitates object recognition (Figure 8-4B).



**Figure 8-3. Influence of “animacy” on ultra-rapid object categorization. Performance (A) and reaction times (B) for animal and vehicle category are shown. Error bars represent the normalized 95% confidence intervals of the mean (Cousineau-Morey approach Cousineau, 2005; Morey, 2008). \*  $p < .05$  \*\*  $p \leq .01$  \*\*\*  $p \leq .001$ .**

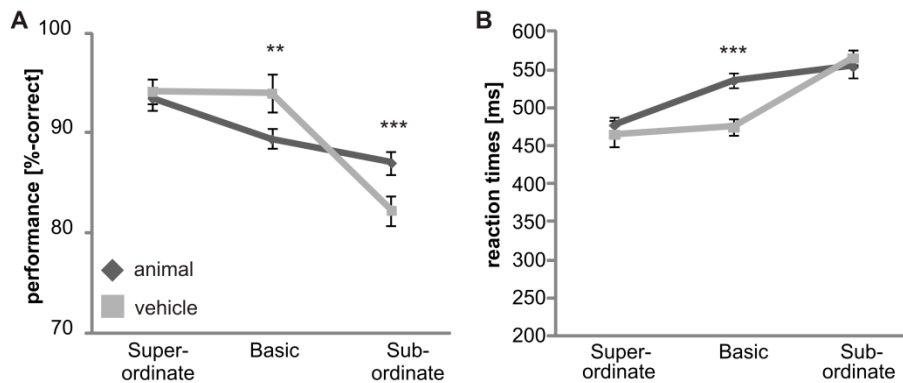


**Figure 8-4. Effect of context on object categorization.** The responses (percentage correct (A) and reaction times (B)) are shown for different context conditions. Objects were embedded in either a gray, upright or inverted context. Error bars represent the normalized 95% confidence intervals of the mean (Cousineau-Morey approach Cousineau, 2005; Morey, 2008). \*  $p < .05$  \*\*  $p \leq .01$  \*\*\*  $p \leq .001$ .

### 8.3.2 Interaction of level and animacy.

#### Accuracy

There was a significant interaction between level and animacy ( $F_{(2, 30)} = 20.6$ ;  $p < 0.001$ ). Animals and vehicles were thus compared at each category level, showing that at the basic level subjects showed higher accuracy for vehicles than for animals ( $t_{(15)} = -3.9$ ,  $p \leq 0.001$ ). At the subordinate level higher accuracy was observed for the animal category ( $t_{(15)} = 4.4$ ,  $p < 0.001$ ) and at the superordinate level, no significant difference was obtained for animal and vehicle categories ( $t_{(15)} = -.9$ ,  $p \geq .05$ ). These results indicate that the categories used in this study reveal different performance patterns at different category levels (significant results shown in Figure 8-5, vertical comparison).



**Figure 8-5. Interaction of level of categorization and different categories (animal and vehicle). Performance (A) and reaction times (B) for animal and vehicle category on each level of categorization are shown. Error bars represent the normalized 95% confidence intervals of the mean (Cousineau-Morey approach Cousineau, 2005; Morey, 2008). \*  $p < .05$  \*\*  $p \leq .01$  \*\*\*  $p \leq .001$ .**

We compared the category levels within each category (horizontal comparisons in Figure 8-5). Subjects showed highest accuracy for animals at the superordinate level but performance was significantly lower at the basic ( $t_{(15)} = 3.1$ ,  $p < .01$ ) and subordinate ( $t_{(15)} = 6.1$ ,  $p < .001$ ) level, both to a similar degree. For the vehicle category, we observed a different response pattern. Here, subjects obtained the same accuracy at the superordinate and basic level ( $t_{(15)} = .3$ ,  $p > .05$ ) and accuracy was decreased at the subordinate level compared to the superordinate ( $t_{(15)} = 15.6$ ,  $p < .001$ ) and basic levels ( $t_{(15)} = 15.8$ ,  $p < .001$ ).

### Reaction times

Subjects responded with the same speed to animals and vehicles at the superordinate ( $t_{(15)} = 1.9$ ,  $p \geq .05$ ) and subordinate ( $t_{(15)} = -1.3$ ,  $p \geq .05$ ) level. However, at the basic level they were significantly faster for vehicles than animals ( $t_{(15)} = 8.6$ ,  $p < 0.001$ ;  $F_{(2, 30)} = 20.6$ ;  $p < 0.001$ ). This interaction reveals that the benefit for vehicles is completely driven by the basic level.

Within the category “animal”, subjects showed the fastest reaction times at the superordinate level, as compared to the basic ( $t_{(15)} = -7.6$ ,  $p < .001$ ) and subordinate ( $t_{(15)} = -7.2$ ,  $p < .001$ ) level. Subjects responded significantly slower for animals on the subordinate level than on the basic level ( $t_{(15)} = -2.7$ ,  $p = .015$ ). Within the

category “vehicle” subjects showed no difference in reaction times on the superordinate and basic level ( $t_{(15)} = -.9, p > .05$ ), but reaction times were significantly decreased at the subordinate level compared to the superordinate ( $t_{(15)} = -8.7, p < .001$ ) and basic level ( $t_{(15)} = -18.3, p < .001$ ).

These results suggest that the living and non-living categories tested in this study, yield different performance patterns across the levels. Especially at the basic level, subjects showed a behavioral advantage for vehicles over animals.

### 8.3.3 Interaction of level and background.

#### Accuracy

Subjects were better at categorizing objects on a gray background than objects on a natural upright ( $t_{(15)} = 5.1, p < .001$ ) or inverted ( $t_{(15)} = 7.3, p < .001$ ) background only at the subordinate level, as revealed by a significant interaction between level and context for percentage correct ( $F_{(2, 33)} = 5.2, p = .01$ ; Greenhouse-Geisser corrected; Figure 8-6). This is at odds with the reaction time data, where responses were faster for objects on gray backgrounds at each level (see section “Main effects of top-down manipulations”).

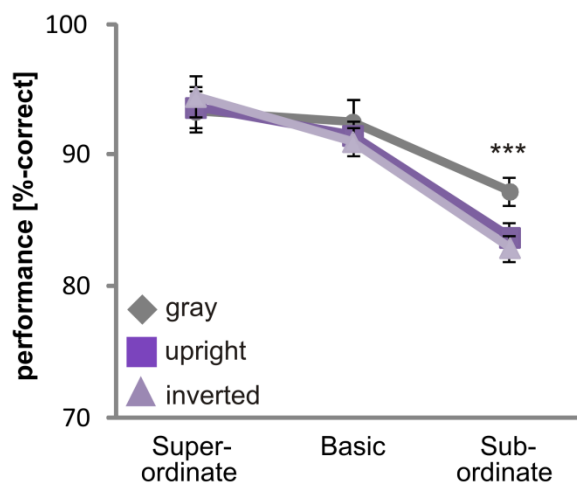
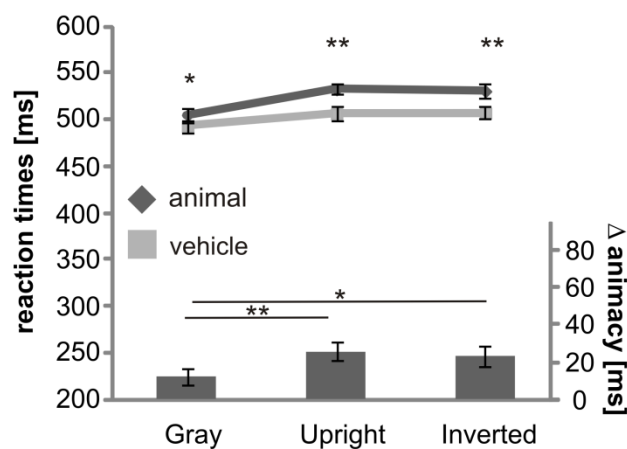


Figure 8-6. Interaction of level and context. Higher accuracy was obtained for the gray context condition at the subordinate level. Error bars represent the normalized 95% confidence intervals of the mean (Cousineau-Morey approach Cousineau, 2005; Morey, 2008). \*  $p < .05$  \*\*  $p \leq .01$  \*\*\*  $p \leq .001$ .

### 8.3.4 Interaction of animacy and background.

#### Reaction Times

Reaction times were significantly slower for animate than vehicle categories in all background conditions (gray:  $t_{(15)} = 2.2$ ,  $p = .047$ ; upright:  $t_{(15)} = 4.3$ ,  $p = .001$ ; inverted:  $t_{(15)} = 3.9$ ,  $p = .001$ ), but subjects showed even slower response times when animals were on complex backgrounds ( $F_{(2, 30)} = 6.4$ ,  $p = .005$ ). This was evaluated by calculating the difference of reaction times between animate and vehicle categories for each background condition. The difference between animate and vehicle conditions on gray backgrounds was smaller than for upright backgrounds ( $t_{(15)} = -3.5$ ,  $p = .003$ ) and inverted backgrounds ( $t_{(15)} = -2.9$ ,  $p = .01$ ). A higher difference indicated slower reaction times for the animate category (Figure 8-7).



**Figure 8-7. Interaction of animacy and context.** Reaction times for animal and vehicle categories in all three context conditions are shown. The bar graphs represent the calculated difference between animal and vehicle condition. Error bars represent the normalized 95% confidence intervals of the mean (Cousineau-Morey approach Cousineau, 2005; Morey, 2008). \*  $p < .05$  \*\*  $p \leq .01$  \*\*\*  $p \leq .001$ .

## **8.4 Discussion**

In this study we investigated aspects of three different top-down parameters on a perceptual object categorization task. We manipulated the level (superordinate, basic and subordinate), animacy (animal, vehicle) and background (gray, upright, inverted) of objects and found that all of these manipulations affected rapid categorization processes. Importantly, the top-down processes interacted with each other specifically, such that their effect on the categorization task depended on the combination of parameters. This has an impact on the interpretation of categorization results.

### **8.4.1 Levels of categorization.**

Regarding the influence of level on object categorization, we found a clear advantage for the superordinate level over the basic and subordinate levels and hence, no basic level advantage. Because many studies have found an advantage for the basic level, this level was often thought to be the entry level of categorization (Jolicoeur, Gluck, & Kosslyn, 1984; Rosch et al., 1976). Subjects appeared to have a behavioral benefit for the category “dog” over the category “animal” or the category “St. Bernard”. In contrast, we did not find a basic level advantage in a two-alternative-forced choice rapid object categorization task, where categories were controlled for similarity. Recent evidence suggests that the basic level advantage does not occur for limited response times (Rogers & Patterson, 2007) and for rapid object and scene categorization (Greene & Oliva, 2009; Joubert et al., 2007; Loschky & Larson, 2010; Macé et al., 2009; Rousselet et al., 2005). Compared to previous rapid categorization studies, categories in the current study were less heterogeneous because only a subset of existing categories that were as similar as possible perceptually were used. This was done deliberately to minimize any potential confounds caused by large differences in the visual features of the objects, both within and between categories. Nevertheless, visual features at the superordinate level (e.g. dog vs. car) differed to a greater extent than visual features at the basic level (e.g. dog vs. cat). This may explain the advantage of the

superordinate level simply because it was more heterogeneous than the basic level. Macé and colleagues (2009) obtained similar effects as presented here: they found an advantage for the detection of an animal (superordinate level) over the detection of a bird or a dog in a natural scene (basic level). Thus, the effect of better superordinate categorization performance seems to occur irrespective of chosen categories. Furthermore, patient studies reveal a selective impairment of categorization on the basic level, while leaving the superordinate level unaffected (Rogers & Patterson, 2007). This challenges the notion of a perceptual mechanism, where, at a first step, the basic level is processed as a general entry level. Rather, the basic level advantage might occur in certain test situations, e.g. for tasks with main emphasis on cognitive categorization with long presentation times (e.g. word-picture combination, Rogers & Patterson, 2007) or if verbal responses are required. Objects are usually named on their basic level more frequently than at their superordinate or subordinate level, which yields to faster retrieval of basic level categories (Brown, 1958; Rosch et al., 1976; Tanaka & Taylor, 1991). In the current study processing time was limited due to very short image presentation times, and responses were given via a button press. It might be possible that, depending on task requirements (naming or button press), the category levels are processed differently or that the processing mechanisms are tapped at different processing stages, thus, leading to different outcomes. Our results reveal no advantage for the basic level and this strengthens the assumption of a coarse to fine grained analysis of perceptual object information (Macé et al., 2009), rather than a beneficial processing for basic level object features. The advantage for the basic level seems to depend on higher cognitive processes, which may be strongly influenced by task demands (Fabre-Thorpe, 2011).

#### **8.4.2 Animacy in object recognition.**

One topic which is still under debate is the question whether a behavioral benefit exists for inanimate over animate object categories. According to the *sensory/functional account*, an advantage for animate objects over non-manipulable inanimate objects was expected in the current study. However, the reversed effect

was observed. Both categories revealed similar error rates, but reaction times were significantly faster for the inanimate category (vehicles) than for the animate category (animals). If the levels of categorization are taken into account, it becomes clear that the advantage of inanimate categories is only observed at the basic level, with the vehicles category displaying higher percentage correct and faster reaction times. Interestingly, at the basic level there was a significantly higher accuracy for vehicles than animals, which was not observed in the main effect. On the subordinate level, the effect was even reversed, showing higher accuracy (but not reaction times) for the animate category (which explains the missing main effect of animacy for accuracy). This shows that the animacy effect (better performance for vehicles) was mainly driven by basic level categorization. Previous studies investigating animacy effects in rapid categorization partly contradict our findings, as they found a small but consistent advantage for animal categories over vehicle categories (Crouzet et al., 2012; Crouzet et al., 2010). Another study (VanRullen & Thorpe, 2001a). Another study (VanRullen & Thorpe, 2001a), however, did not find a difference between animal and vehicle categories for superordinate rapid object detection. This agrees with our results, as performance was the same for both categories on the superordinate level. Rapid object categorization studies most often use the superordinate level of categorization and very heterogeneous stimulus sets, including many kinds of animals (mammals, fish, birds, and insects) and vehicles (cars, planes, bicycles, and ships). Although the stimulus set of the current study had less variable visual features across categories, the results were similar to previous studies.

These findings support the existence of different processing mechanisms for animate and inanimate categories. The question arises why the advantage of vehicles occurs only at the basic level. The effect might be a result of inappropriate selection of categories at the basic level. If this is the case, different processing mechanisms are engaged just because of a difference in level. However, categories were carefully chosen and perceptual similarity between object categories was ensured to make them as comparable as possible. Thus, all objects had roughly the same shape and



retinal size. It was especially important for the basic level to provide similar difficulty levels between the two categories that were tested against each other (i.e. dog/cat and car/bus). Therefore, we can rule out that another category level than basic level was tested. One explanation for a vehicle advantage may be that animate objects engage different neural circuits for processing than inanimate objects (Chao et al., 2002), which might influence the categorization predominantly on the basic level. It has been previously shown that for superordinate categorization coarse information about an object is sufficient to differentiate between two categories (Fenske et al., 2006). For basic level categorization, more detailed visual information is necessary, which leads to a recruitment of further object-selective brain regions. Fine grained analysis takes longer and because animate and inanimate categories might be processed in distinct neural circuits, an additional time consuming processing step might be necessary for the animal category.

The *sensory/functional account* potentially gives an explanation of how the brain might solve the animal/non-animal distinction. This account is based on the assumption that objects are represented regarding their information content and functionality (Humphreys & Forde, 2001; Warrington & Shallice, 1984). It assumes that recognition performance for manipulable objects (e.g. tools) is enhanced due to the fast retrieval of action related circuits, which results in a “non-living identification advantage” (McMullen & Purdy, 2006). Based on this account, *non-manipulable* artifacts (e.g. vehicles) depend more on their visual information than on their function, which might result in a loss of the non-living advantage. McMullen and colleagues (McMullen & Purdy, 2006) confirmed this assumption and found a disadvantage for non-manipulable artifacts compared to living things. Other studies challenged this idea and found neither an advantage nor a disadvantage for vehicles over animals at the superordinate level (VanRullen & Thorpe, 2001a). The results of the current experiment speak against the *sensory/functional account*. Reaction times to vehicles were faster than to animals, contra to our expectations. One possibility might be that we interact with vehicles more regularly in daily life and are therefore more trained to react to the category “vehicle” than to the category “animal”.

Another reason might be based on common features of the object categories, corresponding to the *correlated feature theory* (Bussey & Saksida, 2002; Tyler et al., 2004). This account addresses *correlated features* that often co-occur within an object category (e.g. has eyes, can see). According to this theory, living objects contain more similar features than non-living objects, and it should thus be more difficult to distinguish between them (Moss & Tyler, 2000). This would offer an explanation for the reduced processing speed for the animal category presented in this study. Features of objects that are necessary for categorization at a certain level, may engage different cognitive processing steps. If these features 1) differ between animate and inanimate categories and 2) differ between levels, a different behavioral outcome between animate and inanimate categories at the different levels of abstraction is expected. Features that need to be evaluated to differentiate a dog from a cat and a car from a bus may need longer processing time for animate categories due to higher similarity between dog/cat than car/bus (Moss & Tyler, 2000). Dogs and cats may share more common features (e.g. has eyes, can see; has legs, can walk) than cars and busses (e.g. has wheels, can drive – but car: drive myself; bus: has driver). Thus, cars and busses might be more easily discriminated due to fewer shared features than cats and dogs. From the current experiment it is not possible to draw further conclusions about the influence of shared visual features. An additional experiment that manipulates and controls for visual features would be necessary to prove this assumption. Another explanation may be a figure-ground segmentation advantage for vehicles. Vehicles are composed of geometric shapes with clear edges, which are easier segmented than animal objects with organic shapes with a flowing and curving contour. Therefore, perceptual processing of vehicles might be faster, leading to faster reaction times.

On the subordinate level, reaction times and error rates increase because more information about the single object is required and even finer grained information processing needs to be conducted. This may equalize the processing time of subordinate level animals (e.g. Siamese cat vs. Persian cat) and vehicles (e.g. Jeep vs. estate car) and make it even more difficult to categorize subordinate vehicles.

### 8.4.3 Background of Objects.

Contextual information is believed to facilitate object processing (Henderson & Hollingworth, 1999). Any mismatch between object and background would, thus, lead to reduced facilitation effects. We hypothesized that an inverted background would inhibit rapid object categorization. The experiments showed that background inversion failed to affect performance. Subjects responded as accurately and as quickly to objects on an inverted background as to objects presented on an upright background. However, we also observed better performance for categorization of objects presented on a gray background than for objects presented on a complex background.

It is puzzling that we failed to show an effect of an inverted background on object categorization. Studies have shown that object/context incongruencies impact performance and produce higher error rates and slower reaction times in categorization tasks (Biederman et al., 1982; Joubert et al., 2008). There is evidence that semantic incongruence of object and context impair performance (Davenport & Potter, 2004; Joubert et al., 2008). This is true even for short exposure durations and speeded response times, indicating parallel processing of object and context information. Other experiments have demonstrated that manipulation of color (Oliva & Schyns, 2000), proportions (Biederman et al., 1982) and orientation (Rieger et al., 2008) in scenes hamper the recognition of a target object. We failed to find impaired object categorization with an inverted background. According to Rieger et al. (Rieger et al., 2008), orientation effects are strongest if the context is rotated by 90°. They showed that rotation by 180° has a weaker effect in natural scene discrimination and suggest some “orientation compensation” mechanisms that allow faster processing of inverted scenes than for intermediate rotation angles. Only inclined orientation conflicts between object and background may affect behavior and inversion by 180° can be compensated for. Nevertheless, if the background information affects object processing, one would expect at least minor effects of inversion. One possibility is that in the current task the background information is

redundant and not necessary to solve the task. Studies showing an influence of context on object processing found only small effects (Joubert et al., 2008). In these studies, objects were isolated and pasted on backgrounds, similar to our stimuli. However, the manipulation of background orientation is different from context manipulations used in other rapid categorization studies (Crouzet et al., 2012; Joubert et al., 2008). In scene inversion, high-level visual information is modified, while low-level cues are kept constant (Crouzet & Serre, 2011). This may lead to the conclusion that context effects derive from simple natural scene statistics, which were not changed in this study. In other words, if the nature of context effects depends on low- and mid-level information, then scene inversion should have no effect on categorization processes. On the other hand, local information cues may vary between objects on the same upright and inverted background. Thus, global low- and mid-level information is constant for upright and inverted images but local stimulus features may differ. This may affect object segmentation processes in both background conditions. As no effect between upright and inverted scenes was found, it is unlikely that these different local features have a strong impact on the categorization process. We cannot rule out that the missing context effect in our study results from inappropriate stimulus material. The objects were cropped out and pasted on an extra background. Although pasting effects between object and context were controlled for, the object was always in the foreground. It is possible that this “pop out” of the object minimized the effect of the scene inversion (Naber, Hilger, & Einhaeuser, 2012). This may lead to the question of the strength of context effects.

We found an advantage for categorizing objects on a gray background relative to objects within scenes. Previous experiments which compared isolated objects to objects embedded in natural scenes also found that complex backgrounds affect categorization negatively (Davenport & Potter, 2004) and challenge the idea of a general facilitation effect for congruent context (Sun et al., 2011). One reason for better performance for isolated objects over objects with context might be that the figure-ground segmentation of the object is easier and faster. Due to less visual

information and a lack of distractor elements in the background, the object categorization is improved. Thus, objects on a homogenous gray background are generally recognized more accurately and quickly than objects embedded in a congruent background (Naber et al., 2012).

The accuracy for categorizing objects with gray vs. complex background information was dependent on the level of categorization (in contradiction to reaction times, where facilitation for the gray background was observed at each level). On the subordinate level, subjects responded less accurately to objects with a complex background than to objects on gray background. Thus, the subordinate level was affected more strongly by additional background information than the other levels. This is probably caused by the higher processing demands required to categorize objects at the subordinate level and the resulting greater vulnerability to surrounding information. Most studies used the superordinate or basic level to investigate contextual effects (Joubert et al., 2008; Sun et al., 2011). Joubert et al. (Joubert et al., 2008), for example, found an advantage of objects on a gray background for reaction times but not for accuracy. As they tested the superordinate level only, their results are in accordance with the results presented here. As we also tested for background effects on the basic and subordinate levels, here we provide additional information about the strength of the influence of complex background information on object categorization. The subordinate level particularly is more affected by complex backgrounds, likely because higher processing demands are required to extract fine grained object information.

Animals were more influenced by additional background information than vehicles. Reaction times were significantly longer for the complex background condition than for the gray background condition for animals. As mentioned before, animal categories may share more common features than inanimate categories and, thus, require higher processing demands (Moss & Tyler, 2000). We consider this finding to be an explanation for the greater influence of background for animate categories if additional background information is presented. A greater effect of background for animal categories may arise from the scene information itself. Each object was

pasted on a semantically congruent background, resulting in different scenes for each category (e.g. cars on streets, dogs in gardens). Thus, the animal related scene may require, in combination with animals, more time consuming processing. However, the level of context was not manipulated, which makes a systematic background-driven effect difficult to prove.

In summary, this study shows that the contextual information surrounding an object has an influence on categorization processes, which hamper object segmentation and, thus slow down object categorization. Effects of object-background incongruencies strongly depend on the factor that is manipulated (low- or high-level information) and likely also on the quality of the available information.

#### **8.4.4 Caveats**

We termed the manipulations of this study “top-down” and each of them clearly has top-down processing components. However, we are aware that not only top-down mechanisms can account for the effects that were observed. Image statistics, such as spatial frequencies, influence categorization performance in a bottom-up fashion. Visual features and spatial frequencies differ between categories, which makes them inherently dissociable (Crouzet & Serre, 2011; Harel & Bentin, 2009; Mack & Palmeri, 2010; Torralba & Oliva, 2003; Viggiano et al., 2004). In the design of the current study, these confounds could not be completely controlled for, and such a limitation should be kept in mind when interpreting the results. Furthermore, physical dimensions and higher cognitive functions likely interact, such that low-level changes influence top-down processes (Bell, Hadj-Bouziane, Frihauf, Tootell, & Ungerleider, 2009).

Our interpretation of the results assumes that appropriate categories, levels of abstraction and context conditions were chosen. The concept of different category levels is not standardized and varies between studies. This hampers the interpretation of results and comparisons with other experiments. Studies investigating the influence of the cognitive components of object processing generally employ tasks that include imagination or naming of objects, using word or

picture stimuli. Studies investigating the question of perceptual object processing rather use rapid categorization tasks (with limited object presentation time and button press responses). However, the overlap between studies investigating perceptual vs. cognitive object processing stages remains insufficient. Given that task requirements (go/no-go, match/mismatch or two-alternative forced choice task), stimuli (complex scenes, isolated objects, line drawings) and response criteria (button press or verbal response) tend to differ between studies, the different outcomes of these studies are not surprising. One interpretation of ambiguous findings regarding the animate/inanimate advantages might be the fact that inconsistent object categories at distinct levels of categorization were used. This could lead to different results. Nevertheless, further research needs to be conducted in order to amplify the understanding about the behavioral correlates of object categorization.

One further point to consider is the sometimes different outcome of accuracy and reaction time data. We interpreted accuracy as reflecting the difficulty of the task. This might arise from, for example situations where more information is needed to categorize an object on the subordinate than at the superordinate level. The additional amount of information needed increases the difficulty of categorization. Alternatively, due to higher similarity between categories at the subordinate level, misinterpretation of one category for the other can lead to higher error rates. Our interpretation of the reaction time data is different than our interpretation of the accuracy data. In our opinion, reaction times reflect the processing speed in the brain. If for two task conditions distinct networks with different processing time are engaged, different reaction times with similar accuracies may be observed. The dissociation between the response qualities may shed light on the underlying brain processes, but it has to be treated with caution. To our knowledge there is no proof for a neural correlate of accuracy and reaction times, respectively. Most often both processes work together and are difficult to disentangle.

## **8.5 Conclusion**

The current study investigated the influence of different top-down manipulations on rapid object categorization. We found that 1) objects are processed according to coarse-to-fine grained information (no basic level advantage present), 2) a benefit for vehicles at the basic level and for animals at the subordinate level, and 3) deteriorated categorization of objects presented on a complex background in comparison to a gray background, with the strongest effect at the subordinate level. We conclude that object categorization effects depend highly on the level and the type of category.







# Ausblick

## **9. Neuronale Korrelate ultraschneller Objekterkennung bei gesunden Probanden**

Der zweite Artikel dieser Arbeit beschäftigte sich mit dem Einfluss von top-down Prozessen bei ultraschneller Objekterkennung. Dabei wurde in einem Verhaltensexperiment untersucht, welche Auswirkungen die Ebene (übergeordnet, Basis, untergeordnet), die Art der Kategorie (belebt oder unbelebt) und der Kontext (grau, natürlicher Kontext, umgedrehter Kontext) eines Objektes auf die Objektkategorisierung haben. Aus den Ergebnissen dieses Versuchs entstand die Frage, welche neuronalen Mechanismen den Verarbeitungsprozessen verschiedener Objektkategorisierungs-Bedingungen zugrunde liegen. Dies wurde in einer fMRT Studie untersucht, die während der Promotionszeit geplant und durchgeführt wurde. Aus Zeitgründen wurden diese erhobenen Daten jedoch bislang nicht ausgewertet. Im Folgenden wird der Status quo der Studie beschrieben. Analog zu dem fMRT Experiment wurde eine EEG Studie durchgeführt (beschrieben in Steiger T (2011), Masterarbeit), um die zeitliche Komponente des top-down Einflusses bei der ultraschnellen Objektkategorisierung zu untersuchen.

Ziel dieser fMRT Studie ist, den Einfluss von Ebene, Belebtheit und Kontext auf die Objektkategorisierung (Verhalten) und deren neuronalen Korrelate zu untersuchen. Insbesondere die Modulation der frühen (V1-V4) und Objekt-selektiven (LOC, FFA, PPA) visuellen Areale soll untersucht werden. Die visuellen Areale wurden in einem separaten funktionellen Mapping individuell für jede Versuchsperson bestimmt.

Anders als in der reinen Verhaltensstudie wurden der Einfluss von „Ebene“, „Belebtheit“ und „Kontext“ nicht zusammen, sondern in getrennten Paradigmen untersucht. Somit ist es nicht möglich die Interaktion der verschiedenen Einflussfaktoren zu untersuchen. Dies hatte im Wesentlichen Design-bedingte Gründe. Die zeitliche Abfolge der einzelnen Reizdarbietung musste auf das BOLD-Signal abgestimmt werden. Da das BOLD-Signal zeitlich verzögert einsetzt und

über mehrere Sekunden anhält, war es nötig die einzelnen Versuchsdurchgänge zu verlängern. Desweiteren wurden die Faktoren „Ebene“ und „Kontext“ getrennt untersucht. Die Bedingung „Belebtheit“ wurde in beiden Blöcken in der übergeordneten Ebene (Tier versus Fahrzeug) etabliert.

## **9.1 Theoretischer Hintergrund**

### **9.1.1 Ebene**

Die Daten aus der vorliegenden Verhaltensstudie zeigen, dass Objekte am schnellsten und besten auf der übergeordneten Ebene kategorisiert werden, gefolgt von der Basis-Ebene. Objekte auf der untergeordneten Ebene werden am langsamsten und mit der höchsten Fehlerquote kategorisiert. Dies bestätigt die „coarse-to-fine grained“ Theorie, die besagt, dass zuerst die grobe Form von Objekten verarbeitet wird, bevor feinere Details analysiert werden. Ein Basis-Ebenen Vorteil wurde nicht gefunden. Dieser geht davon aus, dass die Basis-Ebene eine Art Eingangskategorie ist und schneller als andere Kategorie-Ebenen verarbeitet wird (Rosch et al., 1976). Einige Studien konnten zeigen, dass der Basis-Ebenen Vorteil nicht bei kurzer Reizpräsentation und schnellen Antwortzeiten per Knopfdruck auftritt (Fabre-Thorpe, 2011; Rogers & Patterson, 2007). Somit scheint der Effekt für schnellere und bessere Antworten auf der Basis-Ebene durch die Art der Aufgabenstellung (z.B. lange Präsentationszeit des Stimulus, Benennung des Objektes) zu entstehen und es scheint ihm keine bevorzugte neuronale Verarbeitung per se zugrunde zu liegen. Doch in welchen Hirnarealen findet die Verarbeitung von Objekten statt, die auf unterschiedlichen Ebenen kategorisiert werden? Tyler et al. (2004) fanden, dass je genauer ein Objekt erkannt werden musste, desto weiter anterior wurde der mediale kortikale Temporallappen aktiviert. Sie schlussfolgern, dass abhängig von den Anforderungen der Kategorisierungsleistung mehr oder weniger kortikale Areale rekrutiert werden und somit das neuronale Netzwerk aufgabenspezifisch moduliert wird. Es ist jedoch wenig bekannt, wie genau die frühen bzw. höheren visuellen Areale bei unterschiedlichen Anforderungen der Objektkategorisierung reagieren. Es könnte schon im visuellen Kortex Unterschiede

bei der Verarbeitung von verschiedenen Objekt-Ebenen geben, die durch kognitive top-down Prozesse moduliert werden. Es konnte gezeigt werden, dass Objektkategorien verschiedener Ebenen in LOC unterschieden werden können (Eger 2008 #127}). Dem widersprechen Studien, die zeigen, dass LOC nicht zwischen Objektkategorien und Ebenen unterscheidet, sondern die einzelnen Teile eines Objektes kodiert (Hayworth & Biederman, 2006; Kim, Biederman, Lescroart, & Hayworth, 2009). Gauthier et al. (1997) fanden, dass FFA bei Kategorisierung auf der untergeordneten Ebene stärker aktiviert war als bei der Basis-Ebenen Kategorisierung (Gauthier, Anderson, Tarr, Skudlarski, & Gore, 1997). Dies lässt eine Beteiligung des fusiformen Gyrus bei der Objektrepräsentation und –interpretation vermuten (de Op Beeck et al., 2000). Auch die Erhöhung der Aktivierung im objektselektiven Kortex nach dem Training von bestimmten untergeordneten Kategorien spricht dafür, dass diese Areale nicht allein durch den sensorischen Input getrieben werden, sondern bereits mit der kategorialen Einordnung des präsentierten Stimulus assoziiert sind (Gillebert, de Op Beeck, Panis, & Wagemans, 2009). Zudem scheint FFA nicht rein gesichtsspezifisch zu sein, sondern eher Kategorien auf der untergeordneten Ebene zu verarbeiten (Turk, Rosenblum, Gazzaniga, & Macrae, 2005). Auch wenn immer wieder einzelne Areale beschrieben werden, die spezifische Aktivierung auf einzelne Kategorien zeigen, ist der generelle Konsens zunehmend, dass visuelle Objekte in neuronalen Netzwerken repräsentiert sind (Haxby et al., 2001; Ishai, Ungerleider, & Haxby, 2000). Wie diese Netzwerke funktionieren und wie die einzelnen Areale als Teil dieses Netzwerkes interagieren ist nach wie vor unbekannt. In diesem fMRT Experiment soll untersucht werden, wie sowohl die frühen, als auch die objektselektiven Areale bei der Kategorisierung von Objekten auf verschiedenen Abstraktionsebenen moduliert werden.

## ***Hypothesen***

### *Haupteffekte für Ebene:*

Frühe visuelle Areale und LOC: höhere Aktivierung für die übergeordnete Ebene („Coarse“ Information bewirkt höhere Aktivierung, da die Formen der Objekte in der übergeordneten Ebene unterschiedlicher sind als in der Basis- oder untergeordneten Ebene)

FFA und PPA: höchste Differenz der Aktivierung für die untergeordnete Ebene, da in diesen ventro-medialen Arealen die Feinheiten von Objekten verarbeitet werden.

### *Whole-Brain Analyse:*

Höhere Aktivierung im Präfrontalkortex (PFK) für die Kategorisierung auf der übergeordneten Ebene im Vergleich zu der Kategorisierung auf der Basis- und der untergeordneten Ebene, da die grobe Form ausreichend ist, um das Objekt zu klassifizieren („initial guess“, Fenske et al., 2006). Hier würde folgender Kontrast berechnet werden: (übergeordnete – Basis) UND (übergeordnete – untergeordnete). Je genauer die Analyse der Objekte für die Kategorisierung sein muss, desto stärker werden die ventro-medialen Teile des Temporalkortex rekrutiert (Tyler et al., 2004). Demnach ist für die Basis und untergeordnete Kategorisierung eine stärkere Aktivierung im fusiformen und parahippokampalen Gyrus zu erwarten (Kontraste: Basis – übergeordnete; untergeordnete – übergeordneten Ebene).

### **9.1.2 Kontext**

Die Manipulation des Kontextes bewirkte zwar einen Verhaltensvorteil für den grauen Kontext, jedoch ergab sich zwischen einem normal-orientierten natürlichen und einem um 180° rotierten Kontext kein Unterschied im Verhalten. Trotzdem waren wir interessiert daran, ob sich zwischen diesen beiden komplexen Kontextbedingungen ein neuronaler Unterschied finden lässt, der sich im Verhalten nicht widerspiegelt. Die Kontext-freie Bedingung (grauer Hintergrund) wurde

aufgrund des großen physikalischen Unterschieds zu den beiden komplexen Kontextbedingungen nicht untersucht.

Viele Studien zeigen, dass Objekte schlechter kategorisiert werden, wenn sie in einem unpassenden (inkongruenten) kontextuellen Zusammenhang gezeigt werden (Biederman et al., 1982; Joubert et al., 2008; Rieger et al., 2008). Dies konnten wir für die Kategorisierung von Objekten auf einem semantisch kongruenten aber um 180° gedrehten versus einem aufrechten Kontext nicht bestätigen. Dennoch könnten diese beiden Bedingungen auf neuronaler Ebene unterscheidbar sein. Besonders der parahippokampale Kortex scheint wichtig bei der kontextuellen Verarbeitung von visuellen Szenen zu sein. So wurde in fMRT Studien gezeigt, dass in PPA die visuelle Umgebung verarbeitet und die Geometrie der Umgebung kodiert zu werden scheint (Epstein & Kanwisher, 1998). Dabei spielen die Objekte innerhalb der Szene keine Rolle, sondern die Gesamtheit der Szene und deren geometrische Eigenschaften (Goh et al., 2004; Henderson, Larson, & Zhu, 2007). Komplette Szenen aktivieren PPA stärker als Ausschnitte derselben Szenen oder Szenen-relevante Objekte (Henderson, Larson, & Zhu, 2008). Dagegen spricht eine Studie von Bar und Kollegen, die vermutet, dass der parahippokampale Kortex eher kontextabhängige Assoziationen zwischen Objekten verarbeitet, als Szenen im Generellen (Aminoff, Schacter, & Bar, 2008). Es ist möglich, dass verschiedene Orte innerhalb des parahippokampalen Kortex ortsabhängige Information (posterior) und episodische Gedächtnisinhalte (anterior) getrennt verarbeiten (Aminoff, Gronau, & Bar, 2007). Dadurch könnten die unterschiedlichen Ergebnisse der verschiedenen Studien erklärt werden. Des Weiteren scheint der retrospleniale Kortex (RSC), der an den parahippokampalen Kortex grenzt, wichtig für die Integration der Ortsinformation und der Perspektive zu sein (Park & Chun, 2009).

### ***Hypothesen***

Wenn der parahippokampale Kortex und insbesondere PPA tatsächlich so sensitiv auf verschiedene Kontext-Bedingungen reagiert, dann sollten in diesem Areal die größten Unterschiede zwischen dem aufrechten und dem um 180° rotierten Kontext zu finden sein. Zu erwarten wäre, dass die Aktivierung in PPA höher für die



kongruente (aufrechte) Kontext-Bedingung ist, als für die Inkongruente (180° rotiert). Eine Whole-Brain Analyse könnte des Weiteren eine höhere Aktivierung im RSC aufdecken und/oder in weiteren Bereichen des parahippokampalen Gyrus, die außerhalb der funktionell bestimmten PPA liegen.

### 9.1.3 Belebtheit

Die in dieser Arbeit vorgestellte Verhaltensstudie hat schnellere und bessere Reaktionen auf die Kategorie „Fahrzeug“ als auf die Kategorie „Tier“ nachgewiesen. Dieses Ergebnis legt nahe, dass die Verarbeitung dieser beiden Kategorien unterschiedliche neuronale Korrelate besitzt. Sowohl im visuellen, als auch im auditorischen System wurde bereits nachgewiesen, dass belebte und unbelebte Kategorien in unterschiedlichen neuronalen Netzwerken verarbeitet werden (Chao et al., 2002; Engel, Frum, Puce, Walker, & Lewis, 2009). „Belebte“ Objekte werden demnach eher im lateralen und „unbelebte“ Objekte im medialen okzipito-temporalen Kortex verarbeitet (Downing, Chan, Peelen, Dodds, & Kanwisher, 2006; Wiggett, Pritchard, & Downing, 2009). Auch für die ultraschnelle Objekterkennung konnte auf der übergeordneten Ebene ein Unterschied zwischen der „Tier“ und der „Nicht-Tier“ Bedingung nachgewiesen werden (Fize et al., 2000). „Nicht-Tier“ Kategorien bewirkten höhere Aktivierung im parahippokampalen Gyrus als „Tier“ Kategorien.

### *Hypothesen*

Das Ziel der fMRT Studie ist, den lateral-medialen Effekt der Belebtheit von Kategorien zu replizieren und somit ein neuronales Korrelat für die Verhaltensdaten zu erlangen.

*Erwartete Haupteffekt für den Einfluss von Belebtheit sind:*

Frühe visuelle Areale und LOC: Aktivität gleichermaßen für Tier und Fahrzeug.

FFA: höhere Aktivierung für Tier.

PPA: höhere Aktivierung für Fahrzeug.

### *Whole brain Analyse:*

Für den Kontrast „Tier – Fahrzeug“ wird höhere Aktivierung in den lateralen okzipito-temporalen Hirnregionen erwartet und für den umgekehrten Kontrast höhere Aktivierung in den medialen Bereichen.

## **9.2 Methoden**

### **9.2.1 Probanden**

Zwölf gesunde Probanden (Alter) nahmen an der Studie teil. Alle besaßen eine normale Sehschärfe (gegebenenfalls mit Visus-Korrektur) und litten nach Selbstauskunft unter keinen ophthalmologischen oder neurologischen Krankheiten. Brillenträger trugen Kontaktlinsen während der fMRT Messung. Jeder Proband gab sein schriftliches Einverständnis zu der Studie und wurde vor dem Versuch gründlich auf MRT-Tauglichkeit überprüft. Für die Studie gab es ein positives Votum der Ethikkommission Bremen und sie wurde nach den Kriterien der Deklaration von Helsinki durchgeführt.

### **9.2.2 Mapping**

In einer separaten Mapping Session wurde das Meridian-, Exzentrititäts- und LOC/FFA/PPA Mapping durchgeführt. Die genaue Prozedur ist in Kapitel 4.3.1 dieser Arbeit nachzulesen. Es können die frühen visuellen Areale (V1, V2, V3, VP und V4v) und die objekt-selektiven Areale (LOC, FFA und PPA) bestimmt und als „Region of Interest“ definiert werden.

### **9.2.3 Ablauf des Experimentes**

In der Experimental Session wurden drei Versuchsläufe (engl. run) durchgeführt. In zwei Durchläufen wurde die Ebene manipuliert und im dritten Durchlauf der Kontext (nur die übergeordneten Ebene wurde hier getestet). Auf der übergeordneten Ebene kann die Belebtheit unterschieden werden (also Tier und Fahrzeug). Die Darbietung der einzelnen Kategorie-Bedingungen erfolgte

blockweise und die Stimulus-Präsentation innerhalb eines Blocks im event-related Design. In einem „Ebene“-Durchlauf wurden vier Blöcke á 60 einzelne Darbietungen (30 pro Kategorie) durchgeführt: je ein Block für die übergeordnete, Basis und untergeordnete Ebene und ein Block für die Kontroll-Bedingung. In dem „Kontext“-Durchlauf wurde ein Block auf der übergeordneten Ebene mit Objekten auf entweder einem aufrechten oder um 180° rotierten Hintergrund durchgeführt (jeweils 60 Darbietungen) und ein Block mit der Kontroll-Bedingung. Vor jedem Block erfolgte eine Instruktion für die anschließende Kategorisierung-Aufgabe, in der beschrieben wurde welche Kategorien und welche Antworthand für welche Kategorie verwendet werden sollte (z.B. Tier versus Fahrzeug; Tier links, Fahrzeug rechts). Eine einzelne Versuchsdarbietung begann mit einer Pause von 300 ms, in der nur der Fixationspunkt zu sehen war. Danach erfolgte eine Fixationsperiode (850 ms,  $\pm$  750 ms Jitter) und die Reiz Präsentation (50 ms). Die maximale Antwortzeit war 1900 ms, bevor ein neuer Durchgang begann. Somit dauerte jede Darbietung 3,1 Sekunden. In jedem Block waren ein Drittel der Darbietungen Null-Darbietungen, d.h. es wurde kein Reiz gezeigt, damit die hämodynamische Antwort zum Ruhezustand kommen kann. Wenn keine Reizpräsentation stattfand, war ein roter Fixationspunkt auf schwarzem Hintergrund zu sehen. Der Fixationspunkt wurde immer präsentiert und die Probanden instruiert, diesen immer zu fixieren.

Wie in der reinen Verhaltensstudie sollten die Probanden so schnell und richtig wie möglich per Knopfdruck mit der rechten oder linken Hand angeben, zu welcher von zwei Kategorien das ihnen zentral präsentierte Objekt gehört (übergeordnete Ebene: Tier versus Fahrzeug; Basis-Ebene: Hund versus Katze; untergeordnete Ebene: Schäferhund versus Bernhardiner). Aufgrund von Zeitlimitationen wurde im „Ebene“-Durchlauf nur ein Objektpaar aus jeder Ebene getestet. Zusätzlich wurde eine Kontrollbedingung eingeführt, bei der die Bilder in verwürfelter Form dargeboten wurden. Die Würfel im Bild wurden von oben nach unten nach ihrer Helligkeit geordnet und die Aufgabe war zu unterscheiden, ob der Gradient oben hell oder unten hell war. Diese Bedingung soll als mögliche Kontrastbedingung dienen, bei der zwar eine kategoriale Entscheidung getroffen wird, die

Kategorisierung aber keine höhere kognitive Analyse erfordert. Ein Kontrast zwischen einer Objektkategorisierung und der Gradientenkategorisierung sollte die Hirnaktivierung übrig lassen, die für die top-down Verarbeitung verantwortlich ist. Mit welcher Hand auf welche Kategorie geantwortet wurde, wurde über alle Probanden ausbalanciert.

Die Fixationskontrolle der Probanden erfolgte über ein Eye-Tracking System. Mit einer Kamera, die hinter dem Scanner stand, wurde indirekt über den Spiegel das linke Auge gefilmt und die Ortskoordinaten der Pupille über die Software IScan (Raw Eye Movement Data Aquisition Software for Windows XP (DQW1\_10 Version 1.10P)) aufgezeichnet. Jeder Versuchsdurchlauf begann mit einer Kalibrierung für den Eye-Tracker, bei der der Fixationspunkt von der Mitte  $5.5^\circ$  Sehwinkel nach rechts und links versetzt wurde und die Probanden den Fixationspunkt mit den Augen folgen sollten (acht Sekunden).

#### **9.2.4 Stimuli**

Das Reizmaterial war identisch zu dem aus der Verhaltensstudie. Alle Objekte sind isoliert auf einem natürlichen aufrechten und einem um  $180^\circ$  rotierten Hintergrund eingefügt worden. Dieser Hintergrund war semantisch immer kongruent, sodass nur der Einfluss der Orientierung untersucht wurde. In der fMRT Studie wurde die „Grau“ Kontext Bedingung nicht verwendet, da die physikalischen Unterschiede durch die fehlende Hintergrundinformation zu groß sind. Für die Kontrollbedingung wurden dieselben Bilder mit Hilfe eines Matlab Skriptes verwürfelt (*scramble.m* von Oliver Troike) und die Würfel ihrer Helligkeit nach von oben nach unten sortiert (Abb). Alle Bilder besaßen eine Auflösung von 300x300 Pixel und das Objekt nahm ca. ein Drittel des Gesamtbildes ein. Es gab acht verschiedene Kategorien á 30 unterschiedliche Objekte: Bernhardiner, Schäferhund, Siamkatze, Perserkatze, Kombi, Jeep, Reisebus und Stadtbuss. Für die untergeordnete Ebene wurden jeweils die 30 Bilder der entsprechenden Kategorie verwendet. Die Basis-Ebene setzte sich je zur Hälfte aus den untergeordneten Kategorien zusammen (z.B. 15 Bernhardiner + 15 Schäferhund = 30 Hund). Der Bilderpool für die übergeordnete Ebene entstand je zu einem Viertel aus jeder „Tier“ bzw. „Fahrzeug“ Kategorie. Da hier ungerade

Bildmengen entnommen werden mussten ( $30/4 = 7,5$ ), wurden entweder sieben oder acht Bilder pro Kategorie selektiert, sodass entweder ein Pool von 28 oder 32 Bildern pro Kategorie auf der übergeordneten Ebene entstand. Jedem Proband wurde ein Durchgang mit 28 und einer mit 32 Bildern in der übergeordneten Ebene präsentiert. Die Bildabfolge wurde über alle Probanden permutiert.



**Abbildung 9-1. Beispiel-Stimuli für die Bedingung „Tier“, „Hund“ oder „Schäferhund“ auf einem richtig orientierten bzw. um 180° rotierten Hintergrund und die Kontroll-Bedingung mit dem Helligkeitsgradienten („oben dunkel“). Bemerkung: das „verwürfelte“ Bild entstammt nicht aus dem hier gezeigten „Schäferhund“ Bild.**

Die Stimuli wurden über einen JVC Projektor (DLA-G15E; 1280 x 1024 pixel, 35,3 x 28,2 cm, 75 Hz) auf eine Milchglasscheibe innerhalb der Bohrung des Scanners projiziert. Die Probanden lagen auf einer Liege und konnten den Bildschirm über einen an der Kopfspule befestigten Spiegel sehen. Der Auge-Monitor Abstand betrug 50 cm. Während der Messung war der Scannerraum abgedunkelt und Abdeckungen in der Röhre und über der Kopfspule sollten Streulichteinfluss minimieren. Die Probanden hielten in jeder Hand eine MRT-taugliche Computer-Maus. Die Stimulussoftware wurde mit der Psychophysics-Toolbox (Matlab) programmiert.

### *Scanning*

Für die funktionellen Aufnahmen wurde die echoplanare Bildgebung (engl. echo-planar imaging, EPI) verwendet. Für die Sitzung des Mapping-Experiments ergaben sich folgende Einstellungen: 26 Schichten, TR = 1500 ms, TE = 30 ms, Flipwinkel = 73°, Matrix = 64 x 64, 3 x 3 x 3 mm Voxel. In der Mapping-Session wurde vor dem Start der funktionellen Messungen (nach der T1 Messung) ein EPI („Fake“) mit 64

Schichten für acht Volumen gemessen. Die 64 Schichten umfassten den gesamten Kortex und das Zerebellum und sollen der besseren Koregistrierung bei der Auswertung dienen. Für die Messung des Hauptexperimentes ergaben sich folgende Einstellungen für die funktionelle Messung: 38 Schichten, TR = 2150 ms, TE = 30 ms, Flipwinkel = 80°, Matrix = 64 x 64, 3 x 3 x 3 mm Voxel. Die strukturellen Bilder wurden mit einer 3-D T1 gewichteten Sequenz gemessen (MP-RAGE, TR = 2300, TE = 4.38, Flipwinkel = 8°, Matrix = 256 x 256, Schichtdicke 1mm, 176 saggitale Schichten). In der Sitzung des Mapping Experiments wurde eine zwei-fach gemittelte MP-RAGE gemessen, in der Sitzung des Hauptexperimentes war die Mittelung der MP-Rage einfach.

#### **9.2.5 Analyse**

Die Analyse soll mit der Software Brainvoyager QX (neueste Version) erfolgen. Es soll vor allem eine ROI-basierte Auswertung stattfinden. In den funktionell abgegrenzten frühen visuellen Arealen (V1-V4v) und den objekt-selektiven Arealen (LOC, FFA, PPA) werden die Betas der einzelnen Bedingungen mittels des GLM berechnet und in einer ANOVA mit Messwiederholung und mit post-hoc Tests verglichen. Jede Stimulus-Darbietung wird als einzelnes Event mit der kanonischen HRF modelliert. Mit einer Whole-Brain Analyse soll weiterhin Aktivierung in Hirnbereichen außerhalb der ROIs untersucht werden. Hier können Kontraste zwischen Objekt-Bedingungen oder zwischen einer Objekt- und der Kontroll-Bedingung berechnet werden.







## Literaturverzeichnis

- Aminoff, E., Gronau, N., & Bar, M. (2007). The parahippocampal cortex mediates spatial and nonspatial associations. *Cerebral Cortex*, 17(7), 1493–1503. doi:10.1093/cercor/bhl078.
- Aminoff, E., Schacter, D. L., & Bar, M. (2008). The Cortical Underpinnings of Context-based Memory Distortion. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 20(12), 2226–2237.
- Azzopardi, P., & Cowey, A. (1993). Preferential representation of the fovea in the primary visual cortex. *Nature*, 361(6414), 719–721. doi:10.1038/361719a0.
- Bacon-Mace, N., Kirchner, H., Fabre-Thorpe, M., & Thorpe, S. J. (2007). Effects of task requirements on rapid natural scene processing: From common sensory encoding to distinct decisional mechanisms. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 33(5), 1013–1026.
- Bacon-Macé, N., Macé, M. J.-M., Fabre-Thorpe, M., & Thorpe, S. J. (2005). The time course of visual processing: backward masking and natural scene categorisation. *Vision Research*, 45(11), 1459–1469. doi:10.1016/j.visres.2005.01.004.
- Bar, M., Kassam, K. S., Ghuman, A. S., Boshyan, J., Schmid, A. M., Schmidt, A. M., ... (2006). Top-down facilitation of visual recognition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(2), 449–454. doi:10.1073/pnas.0507062103.
- Bar, M., & Ullman, S. (1996). Spatial context in recognition. *Perception*, 25(3), 343–352.
- Barton, J. J. (2003). Disorders of face perception and recognition. *Neurologic clinics*, 21(2), 521–548.
- Barton, J. J. S. (2008). Structure and function in acquired prosopagnosia: Lessons from a series of 10 patients with brain damage. *Journal of Neuropsychology*, 2, 197–225.
- Barton, J. J. S. (2011). Disorder of higher visual function. *Current Opinion in Neurology*, 24(1), 1–5. doi:10.1097/WCO.0b013e328341a5c2.
- Bell, A. H., Hadj-Bouziane, F., Frihauf, J. B., Tootell, R. B., & Ungerleider, L. G. (2009). Object representations in the temporal cortex of monkeys and humans as revealed by functional magnetic resonance imaging. *Journal of Neurophysiology*, 101(2), 688–700. doi:10.1152/jn.90657.2008.
- Berryhill, M. E., Fendrich, R., & Olson, I. R. (2009). Impaired distance perception and size constancy following bilateral occipitoparietal damage. *Experimental Brain Research*, 194(3), 381–393. doi:10.1007/s00221-009-1707-7.
- Bex, P. J., Solomon, S. G., & Dakin, S. C. (2009). Contrast sensitivity in natural scenes depends on edge as well as spatial frequency structure. *Journal of Vision*, 9(10), 1.1-19. doi:10.1167/9.10.1.

- Bickerton, W. L., Samson, D., Williamson, J., & Humphreys, G. W. (2011). Separating Forms of Neglect Using the Apples Test: Validation and Functional Prediction in Chronic and Acute Stroke. *Neuropsychology*, 25(5), 567–580.
- Biederman, I., Mezzanotte, R. J., & Rabinowitz, J. C. (1982). Scene perception: detecting and judging objects undergoing relational violations. *Cognitive Psychology*, 14(2), 143–177.
- Bonakdarpour, B., Parrish, T. B., & Thompson, C. K. (2007). Hemodynamic response function in patients with stroke-induced aphasia: implications for fMRI data analysis. *NeuroImage*, 36(2), 322–331. doi:10.1016/j.neuroimage.2007.02.035.
- Bonhoeffer, T., & Grinvald, A. (1991). Iso-orientation domains in cat visual cortex are arranged in pinwheel-like patterns. *Nature*, 353(6343), 429–431. doi:10.1038/353429a0.
- Boucart, M., Moroni, C., Desprez, P., Pasquier, F., & Fabre-Thorpe, M. (2010). Rapid categorization of faces and objects in a patient with impaired object recognition. *Neurocase*, 16(2), 157–168. doi:10.1080/13554790903339637.
- Bowmaker, J. K., & Dartnall, H. J. (1980). Visual pigments of rods and cones in a human retina. *The Journal of Physiology*, 298, 501–511.
- Brandt, T., Steinke, W., Thie, A., Pessin, M. S., & Caplan, L. R. (2000). Posterior cerebral artery territory infarcts: Clinical features, infarct topography, causes and outcome - Multicenter results and a review of the literature. *Cerebrovascular Diseases*, 10(3), 170–182.
- Brandt, T., Thie, A., Caplan, L. R., & Hacke, W. (1995). Infarcts in the brain areas supplied by the posterior cerebral artery. Clinical aspects, pathogenesis and prognosis. *Der Nervenarzt*, 66(4), 267–274.
- Brewer, A. A., Liu, J., Wade, A. R., & Wandell, B. A. (2005). Visual field maps and stimulus selectivity in human ventral occipital cortex. *Nature Neuroscience*, 8(8), 1102–1109. doi:10.1038/nn1507.
- Bridge, H., Thomas, O. M., Minini, L., Cavina-Pratesi, C., Milner, A. D., & Parker, A. J. (2013). Structural and Functional Changes across the Visual Cortex of a Patient with Visual Form Agnosia. *Journal of Neuroscience*, 33(31), 12779–12791. doi:10.1523/JNEUROSCI.4853-12.2013.
- Brodthmann, A., Puce, A., Darby, D., & Donnan, G. (2007). fMRI demonstrates diaschisis in the extrastriate visual cortex. *Stroke*, 38(8), 2360–2363.
- Brodthmann, A., Puce, A., Darby, D., & Donnan, G. (2009). Serial functional imaging poststroke reveals visual cortex reorganization. *Neurorehabilitation and Neural Repair*, 23(2), 150–159. doi:10.1177/1545968308321774.
- Brown, R. (1958). How shall a thing be called. *Psychological Review*, 65(1), 14–21.
- Buckner, R. L. (1998). Event-related fMRI and the hemodynamic response. *Human Brain Mapping*, 6(5-6), 373–377.
- Burock, M. A., Buckner, R. L., Woldorff, M. G., Rosen, B. R., & Dale, A. M. (1998). Randomized event-related experimental designs allow for extremely rapid presentation rates using functional MRI. *Neuroreport*, 9(16), 3735–3739.

- Busse, L., & Woldorff, M. G. (2003). The ERP omitted stimulus response to "no-stim" events and its implications for fast-rate event-related fMRI designs. *NeuroImage*, 18(4), 856–864.
- Bussey, T. J., & Saksida, L. M. (2002). The organization of visual object representations: a connectionist model of effects of lesions in perirhinal cortex. *The European Journal of Neuroscience*, 15(2), 355–364.
- Callaway, E. M. (2005). Structure and function of parallel pathways in the primate early visual system. *JOURNAL OF PHYSIOLOGY-LONDON*, 566(1), 13–19.
- Caramazza, A., & Shelton, J. R. (1998). Domain-specific knowledge systems in the brain the animate-inanimate distinction. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 10(1), 1–34.
- Carter, A. R., Astafiev, S. V., Lang, C. E., Connor, L. T., Rengachary, J., Strube, M. J., ... (2010). Resting interhemispheric functional magnetic resonance imaging connectivity predicts performance after stroke. *Annals of Neurology*, 67(3), 365–375. doi:10.1002/ana.21905.
- Cavezian, C., Gaudry, I., Perez, C., Coubard, O., Doucet, G., Peyrin, C., ... (2010). Specific impairments in visual processing following lesion side in hemianopic patients. *Cortex*, 46(9), 1123–1131.
- Chao, L. L., Haxby, J. V., & Martin, A. (1999). Attribute-based neural substrates in temporal cortex for perceiving and knowing about objects. *Nature Neuroscience*, 2(10), 913–919. doi:10.1038/13217.
- Chao, L. L., Weisberg, J., & Martin, A. (2002). Experience-dependent modulation of category-related cortical activity. *Cerebral Cortex*, 12(5), 545–551.
- Cohen, M. A., Alvarez, G. A., & Nakayama, K. (2011). Natural-scene perception requires attention. *Psychological Science*, 22(9), 1165–1172. doi:10.1177/0956797611419168.
- Collin, C. A., & McMullen, P. A. (2005). Subordinate-level categorization relies on high spatial frequencies to a greater degree than basic-level categorization. *Perception & Psychophysics*, 67(2), 354–364.
- Cousineau, D. (2005). The rise of quantitative methods in Psychology. *Tutorials in Quantitative Methods for Psychology*, 1(1), 1–3.
- Cramer, S. C. (2008a). Repairing the human brain after stroke. II. Restorative therapies. *Annals of Neurology*, 63(5), 549–560. doi:10.1002/ana.21412.
- Cramer, S. C. (2008b). Repairing the human brain after stroke: I. Mechanisms of spontaneous recovery. *Annals of Neurology*, 63(3), 272–287. doi:10.1002/ana.21393.
- Cramer, S. C., Shah, R., Juranek, J., Crafton, K. R., & Le, V. (2006). Activity in the peri-infarct rim in relation to recovery from stroke. *Stroke*, 37(1), 111–115. doi:10.1161/01.STR.0000195135.70379.1f.
- Crouzet, S. M., Joubert, O. R., Thorpe, S. J., & Fabre-Thorpe, M. (2012). Animal detection precedes access to scene category. *PloS one*, 7(12), e51471. doi:10.1371/journal.pone.0051471.

- Crouzet, S. M., Kirchner, H., & Thorpe, S. J. (2010). Fast saccades toward faces: face detection in just 100 ms. *Journal of Vision*, 10(4), 16.1-17. doi:10.1167/10.4.16.
- Crouzet, S. M., & Serre, T. (2011). What are the Visual Features Underlying Rapid Object Recognition? *Frontiers in Psychology*, 2, 326. doi:10.3389/fpsyg.2011.00326.
- Davenport, J. L., & Potter, M. C. (2004). Scene consistency in object and background perception. *Psychological Science*, 15(8), 559–564.
- Delorme, A., Richard, G., & Fabre-Thorpe, M. (2010). Key visual features for rapid categorization of animals in natural scenes. *Frontiers in Psychology*, 1, 21. doi:10.3389/fpsyg.2010.00021.
- Delorme, A., Rousselet, G. A., Macé, M. J.-M., & Fabre-Thorpe, M. (2004). Interaction of top-down and bottom-up processing in the fast visual analysis of natural scenes. *Brain research. Cognitive brain research*, 19(2), 103–113. doi:10.1016/j.cogbrainres.2003.11.010.
- Desimone, R., & Schein, S. J. (1987). Visual properties of neurons in area V4 of the macaque: sensitivity to stimulus form. *Journal of Neurophysiology*, 57(3), 835–868.
- D'Esposito, M., Zarahn, E., Aguirre, G. K., & Rypma, B. (1999). The effect of normal aging on the coupling of neural activity to the bold hemodynamic response. *NeuroImage*, 10(1), 6–14. doi:10.1006/nimg.1999.0444.
- DeYoe, E. A., Carman, G. J., Bandettini, P., Glickman, S., Wieser, J., Cox, R., ... (1996). Mapping striate and extrastriate visual areas in human cerebral cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93(6), 2382–2386.
- DiCarlo, J. J., Zoccolan, D., & Rust, N. C. (2012). How Does the Brain Solve Visual Object Recognition? *NEURON*, 73(3), 415–434.
- Downing, P. E., Chan, A. W.-Y., Peelen, M. V., Dodds, C. M., & Kanwisher, N. (2006). Domain specificity in visual cortex. *Cerebral Cortex*, 16(10), 1453–1461. doi:10.1093/cercor/bhj086.
- Downing, P. E., Jiang, Y., Shuman, M., & Kanwisher, N. (2001). A cortical area selective for visual processing of the human body. *Science*, 293(5539), 2470–2473. doi:10.1126/science.1063414.
- Engel, A. K., Fries, P., & Singer, W. (2001). Dynamic predictions: oscillations and synchrony in top-down processing. *Nature Reviews. Neuroscience*, 2(10), 704–716. doi:10.1038/35094565.
- Engel, L. R., Frum, C., Puce, A., Walker, N. A., & Lewis, J. W. (2009). Different categories of living and non-living sound-sources activate distinct cortical networks. *NeuroImage*, 47(4), 1778–1791. doi:10.1016/j.neuroimage.2009.05.041.
- Epstein, R., & Kanwisher, N. (1998). A cortical representation of the local visual environment. *Nature*, 392(6676), 598–601. doi:10.1038/33402.

- Evans, K. K., & Treisman, A. (2005). Perception of objects in natural scenes: Is it really attention free? *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 31(6), 1476–1492.
- Fabre-Thorpe, M., Delorme, A., Marlot, C., & Thorpe, S. (2001). A limit to the speed of processing in ultra-rapid visual categorization of novel natural scenes. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 13(2), 171–180.
- Fabre-Thorpe, M. (2011). The characteristics and limits of rapid visual categorization. *Frontiers in Psychology*, 2, 243. doi:10.3389/fpsyg.2011.00243.
- Fechner, G. T. (1860). *Elemente der Psychophysik*. Leipzig: Breitkopf und Härtel.
- Fenske, M. J., Aminoff, E., Gronau, N., & Bar, M. (2006). Top-down facilitation of visual object recognition: object-based and context-based contributions. *Progress in Brain Research*, 155, 3–21. doi:10.1016/S0079-6123(06)55001-0.
- Ffytche, D. H., Blom, J. D., & Catani, M. (2010). Disorders of visual perception. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, 81(11), 1280–1287. doi:10.1136/jnnp.2008.171348.
- Fize, D., Boulanouar, K., Chatel, Y., Ranjeva, J. P., Fabre-Thorpe, M., & Thorpe, S. (2000). Brain areas involved in rapid categorization of natural images: an event-related fMRI study. *NeuroImage*, 11(6 Pt 1), 634–643. doi:10.1006/nimg.2000.0585.
- Freeman, J., & Simoncelli, E. P. (2011). Metamers of the ventral stream. *Nature Neuroscience*, 14(9), 1195–1201. doi:10.1038/nn.2889.
- Friston, K. J., Holmes, A. P., Worsley, K. J., Poline, J. P., Frith, C. D., & Frackowiak, R. S. J. (1994). Statistical parametric maps in functional imaging: A general linear approach. *Human Brain Mapping*, 2(4), 189–210. Retrieved from <http://dx.doi.org/10.1002/hbm.460020402>.
- Friston, K. J., Zarahn, E., Josephs, O., Henson, R. N., & Dale, A. M. (1999). Stochastic designs in event-related fMRI. *NeuroImage*, 10(5), 607–619. doi:10.1006/nimg.1999.0498.
- Gale, T. M., & Laws, K. R. (2006). Category-specificity can emerge from bottom-up visual characteristics: evidence from a modular neural network. *Brain and Cognition*, 61(3), 269–279. doi:10.1016/j.bandc.2006.02.001.
- Ganis, G., Schendan, H. E., & Kosslyn, S. M. (2007). Neuroimaging evidence for object model verification theory: Role of prefrontal control in visual object categorization. *NeuroImage*, 34(1), 384–398.
- Gardner, J. L., Merriam, E. P., Movshon, J. A., & Heeger, D. J. (2008). Maps of visual space in human occipital cortex are retinotopic, not spatiotopic. *Journal of Neuroscience*, 28(15), 3988–3999. doi:10.1523/JNEUROSCI.5476-07.2008.
- Gauthier, I., Anderson, A. W., Tarr, M. J., Skudlarski, P., & Gore, J. C. (1997). Levels of categorization in visual recognition studied using functional magnetic resonance imaging. *Current Biology*, 7(9), 645–651.

- Gazzaley, A., Cooney, J. W., McEvoy, K., Knight, R. T., & D'Esposito, M. (2005). Top-down enhancement and suppression of the magnitude and speed of neural activity. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17(3), 507–517. doi:10.1162/0898929053279522.
- Gerlach, C. (2007). A review of functional imaging studies on category specificity. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 19(2), 296–314. doi:10.1162/jocn.2007.19.2.296.
- Gilaie-Dotan, S., Nir, Y., & Malach, R. (2008). Regionally-specific adaptation dynamics in human object areas. *NeuroImage*, 39(4), 1926–1937. doi:10.1016/j.neuroimage.2007.10.010.
- Gillebert, C. R., Op Beeck, H. P. de, Panis, S., & Wagemans, J. (2009). Subordinate categorization enhances the neural selectivity in human object-selective cortex for fine shape differences. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 21(6), 1054–1064. doi:10.1162/jocn.2009.21089.
- Goddard, E., Mannion, D. J., McDonald, J. S., Solomon, S. G., & Clifford, C. W. G. (2011). Color responsiveness argues against a dorsal component of human V4. *Journal of Vision*, 11(4). doi:10.1167/11.4.3.
- Goebel, R., Muckli, L., Zanella, F. E., Singer, W., & Stoerig, P. (2001). Sustained extrastriate cortical activation without visual awareness revealed by fMRI studies of hemianopic patients. *Vision Research*, 41(10-11), 1459–1474.
- Goffaux, V., Peters, J., Haubrechts, J., Schiltz, C., Jansma, B., & Goebel, R. (2011). From coarse to fine? Spatial and temporal dynamics of cortical face processing. *Cerebral Cortex*, 21(2), 467–476. doi:10.1093/cercor/bhq112.
- Goh, J. O. S., Siong, S. C., Park, D., Gutchess, A., Hebrank, A., & Chee, M. W. L. (2004). Cortical areas involved in object, background, and object-background processing revealed with functional magnetic resonance adaptation. *Journal of Neuroscience*, 24(45), 10223–10228. doi:10.1523/JNEUROSCI.3373-04.2004.
- Goodale, M. A., & Humphrey, G. K. (1998). The objects of action and perception. *Cognition*, 67(1-2), 181–207.
- Goodale, M. A., & Milner, A. D. (1992). Separate visual pathways for perception and action. *Trends in Neurosciences*, 15(1), 20–25.
- Goodale, M. A., Milner, A. D., Jakobson, L. S., & Carey, D. P. (1991). A neurological dissociation between perceiving objects and grasping them. *Nature*, 349(6305), 154–156. doi:10.1038/349154a0.
- Gratton, C., Nomura, E. M., Perez, F., & D'Esposito, M. (2012). Focal Brain Lesions to Critical Locations Cause Widespread Disruption of the Modular Organization of the Brain. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 24(6), 1275–1285.
- Greene, J. D. W. (2005). Apraxia, agnosias, and higher visual function abnormalities. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, 76 Suppl 5, v25-34. doi:10.1136/jnnp.2005.081885.
- Greene, M. R., & Oliva, A. (2009). The briefest of glances: the time course of natural scene understanding. *Psychological Science*, 20(4), 464–472.

- Grill-Spector, K. (2003). The neural basis of object perception. *Current Opinion in Neurobiology*, 13(2), 159–166.
- Grill-Spector, K., & Malach, R. (2004). The human visual cortex. *Annual Review of Neuroscience*, 27, 649–677. doi:10.1146/annurev.neuro.27.070203.144220.
- Grill-Spector, K., Sayres, R., & Ress, D. (2006). High-resolution imaging reveals highly selective nonface clusters in the fusiform face area. *Nature Neuroscience*, 9(9), 1177–1185. doi:10.1038/nn1745.
- Grimsen, C., Kaethner, I., Prass, M., Brunner, F., Brandt, S. A., & Fahle, M. (2010). Behavioural correlates of impaired object recognition after stroke. *Perception*, 39(S), 58.
- Guyonneau, R., Kirchner, H., & Thorpe, S. J. (2006). Animals roll around the clock: the rotation invariance of ultrarapid visual processing. *Journal of Vision*, 6(10), 1008–1017. doi:10.1167/6.10.1.
- Hamzei, F., Knab, R., Weiller, C., & Röther, J. (2003). The influence of extra- and intracranial artery disease on the BOLD signal in fMRI. *NeuroImage*, 20(2), 1393–1399. doi:10.1016/S1053-8119(03)00384-7.
- Handwerker, D. A., Gonzalez-Castillo, J., D'Esposito, M., & Bandettini, P. A. (2012). The continuing challenge of understanding and modeling hemodynamic variation in fMRI. *NeuroImage*, 62(2), 1017–1023. doi:10.1016/j.neuroimage.2012.02.015.
- de Hannula, Simons, D. J., & Cohen, N. J. (2005). Opinion - Imaging implicit perception: promise and pitfalls. *Nature Reviews. Neuroscience*, 6(3), 247–255.
- Hanson, S. J., Matsuka, T., & Haxby, J. V. (2004). Combinatorial codes in ventral temporal lobe for object recognition: Haxby (2001) revisited: is there a "face" area? *NeuroImage*, 23(1), 156–166. doi:10.1016/j.neuroimage.2004.05.020.
- Harel, A., & Bentin, S. (2009). Stimulus type, level of categorization, and spatial-frequencies utilization: implications for perceptual categorization hierarchies. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 35(4), 1264–1273. doi:10.1037/a0013621.
- Harel, A., Ullman, S., Harari, D., & Bentin, S. (2011). Basic-level categorization of intermediate complexity fragments reveals top-down effects of expertise in visual perception. *Journal of Vision*, 11(8), 18. doi:10.1167/11.8.18.
- Harvey, L. O. (1986). Efficient estimation of sensory thresholds. *Behavior Research Methods Instruments & Computers*, 18(6), 623–632.
- Hasson, U., Harel, M., Levy, I., & Malach, R. (2003). Large-scale mirror-symmetry organization of human occipito-temporal object areas. *Neuron*, 37(6), 1027–1041.
- Hasson, U., Levy, I., Behrmann, M., Hendler, T., & Malach, R. (2002). Eccentricity bias as an organizing principle for human high-order object areas. *Neuron*, 34(3), 479–490.

- Haxby, J. V., Gobbini, M. I., Furey, M. L., Ishai, A., Schouten, J. L., & Pietrini, P. (2001). Distributed and overlapping representations of faces and objects in ventral temporal cortex. *Science*, 293(5539), 2425–2430. doi:10.1126/science.1063736.
- Hayworth, K. J., & Biederman, I. (2006). Neural evidence for intermediate representations in object recognition. *Vision Research*, 46(23), 4024–4031. doi:10.1016/j.visres.2006.07.015.
- Hemond, C. C., Kanwisher, N. G., & Op Beeck, H. P. de (2007). A preference for contralateral stimuli in human object- and face-selective cortex. *PloS one*, 2(6), e574. doi:10.1371/journal.pone.0000574.
- Henderson, J. M., & Hollingworth, A. (1999). High-level scene perception. *Annual Review of Psychology*, 50, 243–271. doi:10.1146/annurev.psych.50.1.243.
- Henderson, J. M., Larson, C. L., & Zhu, D. C. (2007). Cortical activation to indoor versus outdoor scenes: an fMRI study. *Experimental Brain Research*, 179(1), 75–84. Retrieved from 10.1007/s00221-006-0766-2.
- Henderson, J. M., Larson, C. L., & Zhu, D. C. (2008). Full Scenes produce more activation than Close-up Scenes and Scene-Diagnostic Objects in parahippocampal and retrosplenial cortex: An fMRI study. *Brain and Cognition*, 66(1), 40–49. Retrieved from 10.1016/j.bandc.2007.05.001.
- Hillis, A. E., & Caramazza, A. (1991). Category-specific naming and comprehension impairment: a double dissociation. *Brain*, 114(Part 5), 2081–2094.
- Hollingworth, A., & Henderson, J. M. (1998). Does consistent scene context facilitate object perception? *Journal of Experimental Psychology: General*, 127(4), 398–415.
- Horton, J. C., & Hoyt, W. F. (1991a). Quadrantic visual field defects. A hallmark of lesions in extrastriate (V2/V3) cortex. *Brain*, 114 (Pt 4), 1703–1718.
- Horton, J. C., & Hoyt, W. F. (1991b). The representation of the visual field in human striate cortex. A revision of the classic Holmes map. *Archives of Ophthalmology*, 109(6), 816–824.
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1962). Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *The Journal of Physiology*, 160, 106–154.
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1974). Uniformity of monkey striate cortex: a parallel relationship between field size, scatter, and magnification factor. *The Journal of Comparative Neurology*, 158(3), 295–305. doi:10.1002/cne.901580305.
- Huettel, S. A., Song, A. W., & McCarthy, G. (2004). *Functional magnetic resonance imaging*. Sunderland, Mass.: Sinauer. Retrieved from [http://library.mpib-berlin.mpg.de/toc/z2008\\_1994.pdf](http://library.mpib-berlin.mpg.de/toc/z2008_1994.pdf) / <http://www.gbv.de/dms/bowker/toc/9780878932887.pdf>.



- Humphreys, G. W., & Forde, E. M. (2001). Hierarchies, similarity, and interactivity in object recognition: "Category-specific" neuropsychological deficits. *Behavioral and Brain Sciences*, 24(3), 453-+.
- Ishai, A., Ungerleider, L. G., & Haxby, J. V. (2000). Distributed neural systems for the generation of visual images. *Neuron*, 28(3), 979-990.
- Ishai, A., Ungerleider, L. G., Martin, A., Schouten, J. L., & Haxby, J. V. (1999). Distributed representation of objects in the human ventral visual pathway. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96(16), 9379-9384.
- Ishai, A. (2008). Let's face it: it's a cortical network. *NeuroImage*, 40(2), 415-419. doi:10.1016/j.neuroimage.2007.10.040.
- James, T. W., Culham, J., Humphrey, G. K., Milner, A. D., & Goodale, M. A. (2003). Ventral occipital lesions impair object recognition but not object-directed grasping: an fMRI study. *Brain*, 126(Part 11), 2463-2475.
- Johnson, K. E., & Mervis, C. B. (1997). Effects of varying levels of expertise on the basic level of categorization. *Journal of Experimental Psychology: General*, 126(3), 248-277.
- Jolicoeur, P., Gluck, M. A., & Kosslyn, S. M. (1984). Pictures and names: making the connection. *Cognitive Psychology*, 16(2), 243-275.
- Joubert, O. R., Fize, D., Rousselet, G. A., & Fabre-Thorpe, M. (2008). Early interference of context congruence on object processing in rapid visual categorization of natural scenes. *Journal of Vision*, 8(13), 11.1-18. doi:10.1167/8.13.11.
- Joubert, O. R., Rousselet, G. A., Fize, D., & Fabre-Thorpe, M. (2007). Processing scene context: fast categorization and object interference. *Vision Research*, 47(26), 3286-3297. doi:10.1016/j.visres.2007.09.013.
- Kanwisher, N., McDermott, J., & Chun, M. M. (1997). The fusiform face area: a module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *Journal of Neuroscience*, 17(11), 4302-4311.
- Karnath, H.-O., Rüter, J., Mandler, A., & Himmelbach, M. (2009). The anatomy of object recognition--visual form agnosia caused by medial occipitotemporal stroke. *Journal of Neuroscience*, 29(18), 5854-5862. doi:10.1523/JNEUROSCI.5192-08.2009.
- Kiefer, M. (2001). Perceptual and semantic sources of category-specific effects: event-related potentials during picture and word categorization. *Memory & Cognition*, 29(1), 100-116.
- Kim, J. G., Biederman, I., Lescroart, M. D., & Hayworth, K. J. (2009). Adaptation to objects in the lateral occipital complex (LOC): shape or semantics? *Vision Research*, 49(18), 2297-2305. doi:10.1016/j.visres.2009.06.020.
- Kirchner, H., & Thorpe, S. J. (2006). Ultra-rapid object detection with saccadic eye movements: visual processing speed revisited. *Vision Research*, 46(11), 1762-1776. doi:10.1016/j.visres.2005.10.002.

- Kobatake, E., & Tanaka, K. (1994). Neuronal selectivities to complex object features in the ventral visual pathway of the macaque cerebral cortex. *Journal of Neurophysiology*, 71(3), 856–867.
- Kolb, H. (2003). How the retina works - Much of the construction of an image takes place in the retina itself through the use of specialized neural circuits. *American Scientist*, 91(1), 28–35.
- Kollias, S. S. (2004). Investigations of the human visual system using functional magnetic resonance imaging (fMRI). *European Journal of Radiology*, 49(1), 64–75. doi:10.1016/j.ejrad.2003.09.005.
- Konen, C. S., & Kastner, S. (2008). Two hierarchically organized neural systems for object information in human visual cortex. *Nature Neuroscience*, 11(2), 224–231.
- Konen, C. S., Behrmann, M., Nishimura, M., & Kastner, S. (2011). The functional neuroanatomy of object agnosia: a case study. *Neuron*, 71(1), 49–60. doi:10.1016/j.neuron.2011.05.030.
- Kravitz, D. J., Vinson, L. D., & Baker, C. I. (2008). How position dependent is visual object recognition? *Trends in Cognitive Sciences*, 12(3), 114–122.
- Kriegeskorte, N., Mur, M., Ruff, D. A., Kiani, R., Bodurka, J., Esteky, H., ... (2008). Matching categorical object representations in inferior temporal cortex of man and monkey. *Neuron*, 60(6), 1126–1141. doi:10.1016/j.neuron.2008.10.043.
- Kveraga, K., Ghuman, A. S., Kassam, K. S., Aminoff, E. A., Hämäläinen, M. S., Chaumon, M., & Bar, M. (2011). Early onset of neural synchronization in the contextual associations network. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(8), 3389–3394. doi:10.1073/pnas.1013760108.
- Lambert, N. A., Swain, M. A., Miller, L. A., & Caine, D. (2006). Exploring the neural organization of person-related knowledge: lateralization of lesion, category specificity, and stimulus modality effects. *Neuropsychology*, 20(3), 346–354. doi:10.1037/0894-4105.20.3.346.
- Lamme, V. A., & Roelfsema, P. R. (2000). The distinct modes of vision offered by feedforward and recurrent processing. *Trends in Neurosciences*, 23(11), 571–579.
- Lamme, V. A., Supér, H., & Spekreijse, H. (1998). Feedforward, horizontal, and feedback processing in the visual cortex. *Current Opinion in Neurobiology*, 8(4), 529–535.
- Landis, T., Cummings, J. L., Christen, L., Bogen, J. E., & Imhof, H. G. (1986). Are unilateral right posterior cerebral lesions sufficient to cause prosopagnosia? Clinical and radiological findings in six additional patients. *Cortex*, 22(2), 243–252.
- Large, M. E., Kiss, I., & McMullen, P. A. (2004). Electrophysiological correlates of object categorization: back to basics. *Cognitive Brain Research*, 20(3), 415–426.
- Large, M.-E., Culham, J., Kuchinad, A., Aldcroft, A., & Vilis, T. (2008). fMRI reveals greater within- than between-hemifield integration in the human lateral occipital cortex. *The European Journal of Neuroscience*, 27(12), 3299–3309.

- Lee, B. B. (1996). Receptive field structure in the primate retina. *Vision Research*, 36(5), 631–644.
- Leff, A. (2004). A historical review of the representation of the visual field in primary visual cortex with special reference to the neural mechanisms underlying macular sparing. *Brain and Language*, 88(3), 268–278. doi:10.1016/S0093-934X(03)00161-5.
- Léonard, B., Partz, M.-P. de, Grandin, C., & Pillon, A. (2009). Domain-specific reorganization of semantic processing after extensive damage to the left temporal lobe. *NeuroImage*, 45(2), 572–586. doi:10.1016/j.neuroimage.2008.11.017.
- LeVay, S., Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1975). The pattern of ocular dominance columns in macaque visual cortex revealed by a reduced silver stain. *The Journal of Comparative Neurology*, 159(4), 559–576. doi:10.1002/cne.901590408.
- Li, F.-F., VanRullen, R., Koch, C., & Perona, P. (2002). Rapid natural scene categorization in the near absence of attention. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99(14), 9596–9601. doi:10.1073/pnas.092277599.
- Lissauer H. (1890). Ein Fall von Seelenblindheit nebst einem Beitrag zur Theorie derselben. *Archiv für Psychiatrie*, (21), 222–270.
- Livingstone, M. S., & Hubel, D. H. (1982). Thalamic inputs to cytochrome oxidase-rich regions in monkey visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 79(19), 6098–6101.
- Livingstone, M. S., & Hubel, D. H. (1983). Specificity of cortico-cortical connections in monkey visual system. *Nature*, 304(5926), 531–534.
- Livingstone, M. S., & Hubel, D. H. (1984). Anatomy and physiology of a color system in the primate visual cortex. *Journal of Neuroscience*, 4(1), 309–356.
- Livingstone, M. S., & Hubel, D. H. (1987). Psychophysical evidence for separate channels for the perception of form, color, movement and depth. *Journal of Neuroscience*, 7(11), 3416–3468.
- Logothetis, N. K., & Wandell, B. A. (2004). Interpreting the BOLD signal. *Annual Review of Physiology*, 66, 735–769. doi:10.1146/annurev.physiol.66.082602.092845.
- Loschky, L. C., & Larson, A. M. (2010). The natural/man-made distinction is made before basic-level distinctions in scene gist processing. *Visual Cognition*, 18(4), 513–536.
- Lueck, C. J., Zeki, S., Friston, K. J., Deiber, M. P., Cope, P., Cunningham, V. J., ... (1989). The colour centre in the cerebral cortex of man. *Nature*, 340(6232), 386–389. doi:10.1038/340386a0.
- Macé, M. J.-M., Joubert, O. R., Nespoulous, J.-L., & Fabre-Thorpe, M. (2009). The time-course of visual categorizations: you spot the animal faster than the bird. *PloS one*, 4(6), e5927. doi:10.1371/journal.pone.0005927.
- Mack, M. L., & Palmeri, T. J. (2010). Modeling categorization of scenes containing consistent versus inconsistent objects. *Journal of Vision*, 10(3), 11.1-11. doi:10.1167/10.3.11.

- 
- Maffei, L., & Fiorentini, A. (1973). The visual cortex as a spatial frequency analyser. *Vision Research*, 13(7), 1255–1267.
- Mahon, B. Z., & Caramazza, A. (2009). Concepts and categories: a cognitive neuropsychological perspective. *Annual Review of Psychology*, 60, 27–51. doi:10.1146/annurev.psych.60.110707.163532.
- Mahon, B. Z., Anzellotti, S., Schwarzbach, J., Zampini, M., & Caramazza, A. (2009). Category-specific organization in the human brain does not require visual experience. *Neuron*, 63(3), 397–405. doi:10.1016/j.neuron.2009.07.012.
- Mahon, B. Z., Milleville, S. C., Negri, G. A. L., Rumiati, R. I., Caramazza, A., & Martin, A. (2007). Action-related properties shape object representations in the ventral stream. *Neuron*, 55(3), 507–520. doi:10.1016/j.neuron.2007.07.011.
- Malach, R., Reppas, J. B., Benson, R. R., Kwong, K. K., Jiang, H., Kennedy, W. A., ... (1995). Object-related activity revealed by functional magnetic resonance imaging in human occipital cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 92(18), 8135–8139.
- Mansfield, P. (1977). Multi-planar image formation using NMR spin echoes. *Journal of Physics C: Solid State Physics*, 10(3), L55–L58.
- Martin, A. (2007). The representation of object concepts in the brain. *Annual Review of Psychology*, 58, 25–45. doi:10.1146/annurev.psych.57.102904.190143.
- Martin, P. R., White, A. J., Goodchild, A. K., Wilder, H. D., & Sefton, A. E. (1997). Evidence that blue-on cells are part of the third geniculocortical pathway in primates. *The European Journal of Neuroscience*, 9(7), 1536–1541.
- Martinaud, O., Pouliquen, D., Gérardin, E., Loubeyre, M., Hirsbein, D., Hannequin, D., & Cohen, L. (2012). Visual agnosia and posterior cerebral artery infarcts: an anatomical-clinical study. *PloS one*, 7(1), e30433. doi:10.1371/journal.pone.0030433.
- McCarthy, R. A., & Warrington, E. K. (1986). Visual associative agnosia: a clinico-anatomical study of a single case. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, 49(11), 1233–1240.
- McKyton, A., & Zohary, E. (2007). Beyond retinotopic mapping: the spatial representation of objects in the human lateral occipital complex. *Cerebral Cortex*, 17(5), 1164–1172. doi:10.1093/cercor/bhl027.
- McMullen, P. A., & Purdy, K. S. (2006). Category-specific effects on the identification of non-manipulable objects. *Brain and Cognition*, 62(3), 228–240.
- Merigan, W. H., & Maunsell, J. H. (1993). How parallel are the primate visual pathways? *Annual Review of Neuroscience*, 16, 369–402. doi:10.1146/annurev.ne.16.030193.002101.
- Morey, R. D. (2008). Confidence Intervals from Normalized Data: A correction to Cousineau (2005). *Tutorials in Quantitative Methods for Psychology*, 4(2), 61–64.
- Moss, H. E., & Tyler, L. K. (2000). A progressive category-specific semantic deficit for non-living things. *Neuropsychologia*, 38(1), 60–82.

- Naber, M., Hilger, M., & Einhaeuser, W. (2012). Animal detection and identification in natural scenes: Image statistics and emotional valence. *Journal of Vision*, 12(1).
- Nelles, G., Greiff, A. de, Pscherer, A., Forsting, M., Gerhard, H., Esser, J., & Diener, H. C. (2007). Cortical activation in hemianopia after stroke. *Neuroscience Letters*, 426(1), 34–38. doi:10.1016/j.neulet.2007.08.028.
- Nelles, G., Widman, G., Greiff, A. de, Meistrowitz, A., Dimitrova, A., Weber, J., ... (2002). Brain representation of hemifield stimulation in poststroke visual field defects. *Stroke*, 33(5), 1286–1293.
- New, J., Cosmides, L., & Tooby, J. (2007). Category-specific attention for animals reflects ancestral priorities, not expertise. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(42), 16598–16603. doi:10.1073/pnas.0703913104.
- Niemeier, M., Goltz, H. C., Kuchinad, A., Tweed, D. B., & Vilis, T. (2005). A contralateral preference in the lateral occipital area: sensory and attentional mechanisms. *Cerebral Cortex*, 15(3), 325–331. doi:10.1093/cercor/bhh134.
- Oliva, A., & Schyns, P. G. (2000). Diagnostic colors mediate scene recognition. *Cognitive Psychology*, 41(2), 176–210.
- Op Beeck, H. de, Béatse, E., Wagemans, J., Sunaert, S., & van Hecke, P. (2000). The representation of shape in the context of visual object categorization tasks. *NeuroImage*, 12(1), 28–40. doi:10.1006/nimg.2000.0598.
- Park, S., & Chun, M. M. (2009). Different roles of the parahippocampal place area (PPA) and retrosplenial cortex (RSC) in panoramic scene perception. *NeuroImage*, 47(4), 1747–1756. Retrieved from 10.1016/j.neuroimage.2009.04.058.
- Peelen, M. V., Fei-Fei, L., & Kastner, S. (2009). Neural mechanisms of rapid natural scene categorization in human visual cortex. *Nature*, 460(7251), 94–97. doi:10.1038/nature08103.
- Peyrin, C., Baciú, M., Segebarth, C., & Marendaz, C. (2004). Cerebral regions and hemispheric specialization for processing spatial frequencies during natural scene recognition. An event-related fMRI study. *NeuroImage*, 23(2), 698–707. doi:10.1016/j.neuroimage.2004.06.020.
- Pineiro, R., Pendlebury, S., Johansen-Berg, H., & Matthews, P. M. (2002). Altered hemodynamic responses in patients after subcortical stroke measured by functional MRI. *Stroke*, 33(1), 103–109.
- Poggel, D. A., Treutwein, B., & Strasburger, H. (2011). Time will tell: deficits of temporal information processing in patients with visual field loss. *Brain Research*, 1368, 196–207. doi:10.1016/j.brainres.2010.10.065.
- Poline, J.-B., & Brett, M. (2012). The general linear model and fMRI: does love last forever? *NeuroImage*, 62(2), 871–880. doi:10.1016/j.neuroimage.2012.01.133.
- Price, C. J., Warburton, E. A., Moore, C. J., Frackowiak, R. S., & Friston, K. J. (2001). Dynamic diaschisis: Anatomically remote and context-sensitive human brain lesions. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 13(4), 419–429.

- 
- Proverbio, A. M., Del, Z. M., & Zani, A. (2007). The emergence of semantic categorization in early visual processing: ERP indices of animal vs. artifact recognition. *BMC neuroscience*, 8, 24. doi:10.1186/1471-2202-8-24.
- Puce, A., Allison, T., Asgari, M., Gore, J. C., & McCarthy, G. (1996). Differential sensitivity of human visual cortex to faces, letterstrings, and textures: a functional magnetic resonance imaging study. *Journal of Neuroscience*, 16(16), 5205–5215.
- Raposo, N., Cauquil, A. S., Albucher, J. F., Acket, B., Celebrini, S., Pariente, J., ... (2011). Poststroke Conscious Visual Deficit: Clinical Course and Changes in Cerebral Activations. *Neurorehabilitation and Neural Repair*, 25(8), 703–710.
- Renzi, E. de (2000). Disorders of visual recognition. *Seminars in Neurology*, 20(4), 479–485. doi:10.1055/s-2000-13181.
- Riddoch, M. J., & Humphreys, G. W. (1987a). A case of integrative visual agnosia. *Brain*, 110 (Pt 6), 1431–1462.
- Riddoch, M. J., & Humphreys, G. W. (1987b). Visual object processing in optic aphasia: A case of semantic access agnosia. *Cognitive Neuropsychology*, 4(2), 131–185.
- Riddoch, M. J., Humphreys, G. W., Akhtar, N., Allen, H., Bracewell, R. M., & Schofield, A. J. (2008). A tale of two agnosias: distinctions between form and integrative agnosia. *Cognitive Neuropsychology*, 25(1), 56–92. doi:10.1080/02643290701848901.
- Rieger, J. W., Koechy, N., Schalk, F., Grueschow, M., & Heinze, H.-J. (2008). Speed limits: Orientation and semantic context interactions constrain natural scene discrimination dynamics. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 34(1), 56–76.
- Rizzo, M., Smith, V., Pokorny, J., & Damasio, A. R. (1993). Color perception profiles in central achromatopsia. *Neurology*, 43(5), 995–1001.
- Rogers, T. T., & Patterson, K. (2007). Object categorization: reversals and explanations of the basic-level advantage. *Journal of Experimental Psychology: General*, 136(3), 451–469. doi:10.1037/0096-3445.136.3.451.
- Rorden, C., & Karnath, H.-O. (2004). Using human brain lesions to infer function: a relic from a past era in the fMRI age? *Nature Reviews. Neuroscience*, 5(10), 813–819. doi:10.1038/nrn1521.
- Rorden, C., Bonilha, L., Fridriksson, J., Bender, B., & Karnath, H.-O. (2012). Age-specific CT and MRI templates for spatial normalization. *NeuroImage*, 61(4), 957–965. doi:10.1016/j.neuroimage.2012.03.020.
- Rosch, E., Mervis, C. B., Gray, W. D., Johnson, D. M., & Boyesbraem, P. (1976). Basic Objects in Natural Categories. *Cognitive Psychology*, 8(3), 382–439.
- Rousset, G. A., Joubert, O. R., & Fabre-Thorpe, M. (2005). How long to get to the “gist” of real-world natural scenes? *Visual Cognition*, 12(6), 852–877.
- Sato, T. (1989). Interactions of visual stimuli in the receptive fields of inferior temporal neurons in awake macaques. *Experimental Brain Research*, 77(1), 23–30.

- Sayres, R., & Grill-Spector, K. (2008). Relating retinotopic and object-selective responses in human lateral occipital cortex. *Journal of Neurophysiology*, 100(1), 249–267. doi:10.1152/jn.01383.2007.
- Schaechter, J. D., & Perdue, K. L. (2008). Enhanced cortical activation in the contralesional hemisphere of chronic stroke patients in response to motor skill challenge. *Cerebral Cortex*, 18(3), 638–647. doi:10.1093/cercor/bhm096.
- Schendan, H. E., & Stern, C. E. (2008). Where vision meets memory: Prefrontal-posterior networks for visual object constancy during categorization and recognition. *Cerebral Cortex*, 18(7), 1695–1711.
- Schultz, C., & Rossion, B. (2006). Faces are represented holistically in the human occipito-temporal cortex. *NeuroImage*, 32(3), 1385–1394. doi:10.1016/j.neuroimage.2006.05.037.
- Schyns, P. G., & Oliva, A. (1999). Dr. Angry and Mr. Smile: when categorization flexibly modifies the perception of faces in rapid visual presentations. *Cognition*, 69(3), 243–265.
- ScienceWise (2009). *Getting the words wrong*. Retrieved from <http://www.sciencewise.anu.edu.au/articles/dyslexia>.
- Sereno, M. I., Dale, A. M., Reppas, J. B., Kwong, K. K., Belliveau, J. W., Brady, T. J., ... (1995). Borders of multiple visual areas in humans revealed by functional magnetic resonance imaging. *Science*, 268(5212), 889–893.
- Serre, T., Oliva, A., & Poggio, T. (2007). A feedforward architecture accounts for rapid categorization. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(15), 6424–6429. doi:10.1073/pnas.0700622104.
- Shapley, R., & Perry, V. H. (1986). Cat and monkey retinal ganglion cells and their visual functional roles. *Trends in Neurosciences*, 9(5), 229–235.
- Starrfelt, R., & Gerlach, C. (2007). The visual what for area: words and pictures in the left fusiform gyrus. *NeuroImage*, 35(1), 334–342. doi:10.1016/j.neuroimage.2006.12.003.
- Sun, H.-M., Simon-Dack, S. L., Gordon, R. D., & Teder, W. A. (2011). Contextual influences on rapid object categorization in natural scenes. *Brain Research*, 1398, 40–54. doi:10.1016/j.brainres.2011.04.029.
- Talairach, J., Tournoux, P., & Rayport, M. (1997). *Co-planar stereotaxic atlas of the human brain: 3-dimensional proportional system: an approach to cerebral imaging*. Stuttgart: Thieme [u.a.].
- Tanaka, J. W., & Taylor, M. (1991). Object categories and expertise: Is the basic level in the eye of the beholder. *Cognitive Psychology*, 23(3), 457–482.
- Tanaka, K., Saito, H., Fukada, Y., & Moriya, M. (1991). Coding visual images of objects in the inferotemporal cortex of the macaque monkey. *Journal of Neurophysiology*, 66(1), 170–189.
- Taylor, A., & Warrington, E. K. (1971). Visual agnosia: a single case report. *Cortex*, 7(2), 152–161.

- Taylor, A. M., & Warrington, E. K. (1973). Visual discrimination in patients with localized cerebral lesions. *Cortex*, 9(1), 82–93.
- Thomas, C., Avidan, G., Humphreys, K., Jung, K.-j., Gao, F., & Behrmann, M. (2009). Reduced structural connectivity in ventral visual cortex in congenital prosopagnosia. *Nature Neuroscience*, 12(1), 29–31. doi:10.1038/nn.2224.
- Thorpe, S., Fize, D., & Marlot, C. (1996). Speed of processing in the human visual system. *Nature*, 381(6582), 520–522. doi:10.1038/381520a0.
- Thorpe, S. J., Gegenfurtner, K. R., Fabre-Thorpe, M., & Bülthoff, H. H. (2001). Detection of animals in natural images using far peripheral vision. *The European Journal of Neuroscience*, 14(5), 869–876.
- Tootell, R. B., Hadjikhani, N. K., Vanduffel, W., Liu, A. K., Mendola, J. D., Sereno, M. I., & Dale, A. M. (1998). Functional analysis of primary visual cortex (V1) in humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95(3), 811–817.
- Tootell, R. B., Silverman, M. S., Switkes, E., & Valois, R. L. de (1982). Deoxyglucose analysis of retinotopic organization in primate striate cortex. *Science*, 218(4575), 902–904.
- Torralba, A., & Oliva, A. (2003). Statistics of natural image categories. *Network (Bristol, England)*, 14(3), 391–412.
- Tsapkini, K., Vindiola, M., & Rapp, B. (2011). Patterns of brain reorganization subsequent to left fusiform damage: fMRI evidence from visual processing of words and pseudowords, faces and objects. *NeuroImage*, 55(3), 1357–1372. doi:10.1016/j.neuroimage.2010.12.024.
- Turk, D. J., Rosenblum, A. C., Gazzaniga, M. S., & Macrae, C. N. (2005). Seeing John Malkovich: the neural substrates of person categorization. *NeuroImage*, 24(4), 1147–1153.
- Tyler, L. K., Stamatakis, E. A., Bright, P., Acres, K., Abdallah, S., Rodd, J. M., & Moss, H. E. (2004). Processing objects at different levels of specificity. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 16(3), 351–362. doi:10.1162/089892904322926692.
- Ungerleider, L. G., & Mishkin, M. (1982). Two Cortical Visual Systems. In D. J. Ingle & M. A. Goodale (Eds.), *Analysis of visual behavior* (pp. 549–586). Cambridge, Mass.: MIT Press.
- Valdés-Sosa, M., Bobes, M. A., Quiñones, I., Garcia, L., Valdes-Hernandez, P. A., Iturria, Y., ... (2011). Covert face recognition without the fusiform-temporal pathways. *NeuroImage*, 57(3), 1162–1176. doi:10.1016/j.neuroimage.2011.04.057.
- VanRullen, R., & Thorpe, S. J. (2001a). Is it a bird? Is it a plane? Ultra-rapid visual categorisation of natural and artifactual objects. *Perception*, 30(6), 655–668.
- VanRullen, R., & Thorpe, S. J. (2001b). The time course of visual processing: from early perception to decision-making. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 13(4), 454–461.



- Viggiano, M. P., Costantini, A., Vannucci, M., & Righi, S. (2004). Hemispheric asymmetry for spatially filtered stimuli belonging to different semantic categories. *Brain research. Cognitive brain research*, 20(3), 519–524. doi:10.1016/j.cogbrainres.2004.03.010.
- Viggiano, M. P., Righi, S., & Galli, G. (2006). Category-specific visual recognition as affected by aging and expertise. *Archives of Gerontology and Geriatrics*, 42(3), 329–338. doi:10.1016/j.archger.2005.08.003.
- Wandell, B. A., Dumoulin, S. O., & Brewer, A. A. (2007). Visual field maps in human cortex. *Neuron*, 56(2), 366–383. doi:10.1016/j.neuron.2007.10.012.
- Warrington, E. K., & James, M. (1988). Visual apperceptive agnosia: a clinico-anatomical study of three cases. *Cortex*, 24(1), 13–32.
- Warrington, E. K., & Shallice, T. (1980). Word-form dyslexia. *Brain*, 103(1), 99–112.
- Warrington, E. K., & Shallice, T. (1984). Category specific semantic impairments. *Brain*, 107(SEP), 829–854.
- Warrington, E. K., & Taylor, A. M. (1978). Two categorical stages of object recognition. *Perception*, 7(6), 695–705.
- Watanabe, M., & Rodieck, R. W. (1989). Parasol and midget ganglion cells of the primate retina. *The Journal of Comparative Neurology*, 289(3), 434–454. doi:10.1002/cne.902890308.
- Wiggett, A. J., Pritchard, I. C., & Downing, P. E. (2009). Animate and inanimate objects in human visual cortex: Evidence for task-independent category effects. *Neuropsychologia*, 47(14), 3111–3117. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2009.07.008.
- Worsley, K. J. & Liao, C. (2001). *fmrstat - A general statistical analysis for fMRI data*. Retrieved from <http://www.math.mcgill.ca/keith/BICstat/>.
- Zeki, S. (1990). A century of cerebral achromatopsia. *Brain*, 113 (Pt 6), 1721–1777.
- Zeki, S. (1991). Cerebral akinetopsia (visual motion blindness). A review. *Brain*, 114 (Pt 2), 811–824.
- Zhang, X., Kedar, S., Lynn, M. J., Newman, N. J., & Biouesse, V. (2006). Homonymous hemianopia in stroke. *Journal of neuro-ophthalmology : the official journal of the North American Neuro-Ophthalmology Society*, 26(3), 180–183. doi:10.1097/01.wno.0000235587.41040.39.
- Zihl, J. (2000). Cerebral visual disorders. *Aktuelle Neurologie*, 27(1), 13–21.
- Zihl, J., Cramon, D. von, & Mai, N. (1983). Selective disturbance of movement vision after bilateral brain damage. *Brain*, 106 (Pt 2), 313–340.
- Zihl, J., Cramon, D. von, Mai, N., & Schmid, C. (1991). Disturbance of movement vision after bilateral posterior brain damage. Further evidence and follow up observations. *Brain*, 114(5), 2235–2252.
- Zorowitz, R. D., Baerga E., & Cuccurullo S. J. (2009). Stroke. In S. Cuccurullo (Ed.), *Physical medicine and rehabilitation board review* (2nd ed., pp. 1–48). New York: Demos Medical.



## **Anhang**

## **Danksagung**

Als erstes möchte ich allen Patienten und Probandendanken, die mir überhaupt ermöglichen haben diese Arbeit durchzuführen. Sich trotz aller Umstände in den Scanner zu legen und grundlagenwissenschaftliche Experimente mitzumachen verdient ein großes Lob!

Mein ganz besonderer Dank gilt meinem Doktorvater Prof. Dr. Manfred Fahle, der mich trotz „Einschleichens“ als Projekt-Studentin aufgenommen hat (zusammen mit Nina Benz, geb. Schlede) und mir bis zur Dissertation mit Rat und Tat zur Seite stand.

Dr. Cathleen Grimsen, sozusagen meine Doktorschwester, danke ich für wertvolle Diskussionen über die Forschung an sich und das Leben im allgemeinen auf dem Rasen, in der stillen Ecke oder auf dem Balkon. Ich werde diese Zeit nie vergessen!

Ich danke Prof. Dr. Dr. Manfred Herrmann für die Begutachtung dieser Arbeit und Unterstützung in vielen CAI Seminaren. Insbesondere weiß ich die Unterstützung bei der erfolgreichen Bewerbung in der Sektion für Neuropsychologie unter der Leitung von Prof. Dr. Dr. Hans-Otto Karnath in Tübingen sehr zu schätzen.

Ich danke allen Institutsmitgliedern und ehemaligen Institutsmitgliedern für die immer andauernde gegenseitige Unterstützung: Karoline Spang, Sven Erberhard, Daniela Gledhill, Marc Schipper, Stephanie Rosemann, Mona Bornschlegel, Manuela Jagemann. Insbesondere möchte ich mich bei Dennis Trenner bedanken, der mir bei allen technischen Fragen beigestanden hat und meine Versuche programmiert hat.

Besonderer Dank auch meinen beiden Bachelorstudenten Daniel Burchhard und Martina König, die ich betreuen durfte und ohne die ein Teil dieser Arbeit nicht möglich gewesen wäre.

Danke Dr. „D“etlef Wegener für Beistand in jeder Situation.

Für die unsagbar hilfreiche Unterstützung bei meinen fMRT Experimenten danke ich Dr. Peter Erhard. Auch allen anderen Mitgliedern des Cognium möchte ich danken, insbesondere Dr. Udo Ernst und Agnes Janßen.

Ganz besonders möchte ich mit bei meinen Eltern Marianne Strahmann und Heinz Praß, bei meinem Bruder Malte Praß und bei meiner Großmutter Elisabeth Dühr bedanken. Dafür, dass ihr immer für mich da seid! Vielen Dank auch an alle weiteren Familienmitglieder, Hansjürgen Strahmann, Marianna Praß und Wowa.

Danke Ursel Habermann für deine Unterstützung in allen Lebenslagen und dass ich immer zu dir kommen kann. Du hast mir schon in vielen Lebenslagen geholfen.

Natürlich danke ich tausendfach Nina Benz für all die schönen Jahre. Das Team Akkurat lebt!

Großer Dank gilt Mary Sengutta, meiner Reisegefährtin in die entlegensten Teile der Welt.

Vielen Dank an die gesamte Momo Familie für die schöne Zeit und den tollen Zusammenhalt!

Dr. Sirko Straube danke ich für die zwar seltenen, aber immer sehr eingehenden Gespräche.

Vielen Dank allen Freunden und Bekannten, die trotz meiner ständigen „ich bin gestresst“ Phasen immer zu mir gehalten haben. Insbesondere Martina und Claas Knoop, Elisabeth „Lissy“ Scheldt und Mark Heckmann. Den Tübinger Mädels Sabrina Ali und Annamaria Sgromo danke ich für sämtliche Cocktail, Konzert und Festival Erlebnisse.

Last but not least danke ich Dr. Bianca de Haan dafür, dass ich jetzt als Postdoc in Tübingen leben und arbeiten darf und allen anderen aus dem Lab. Die Erfahrungen sind schon jetzt eine große Bereicherung!

**Eigenständigkeitserklärung**

Die der Arbeit zugrunde liegenden Untersuchungen habe ich selbstständig durchgeführt und ausgewertet.

Ich versichere, dass ich die vorliegende Arbeit mit dem Thema *Neuronale Korrelate zerebral bedingter visueller Wahrnehmungsstörungen* ausschließlich unter Hinzunahme der angegebenen Hilfsmittel und Quellen angefertigt habe. Ferner sind alle wörtlich oder inhaltlich übernommenen Stellen anderer Werke im Text als solche kenntlich gemacht.

---

Ort, Datum

---

Unterschrift